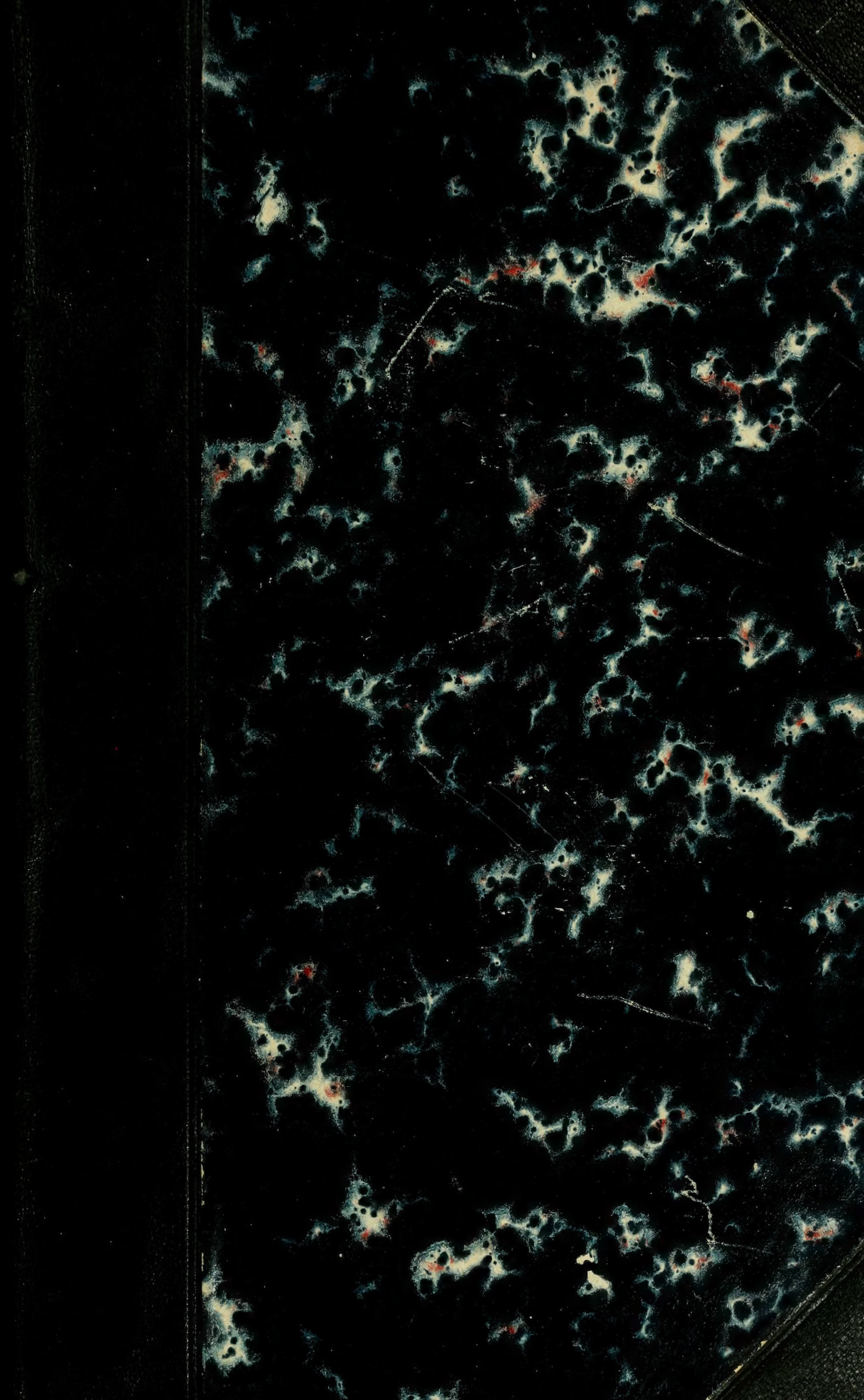
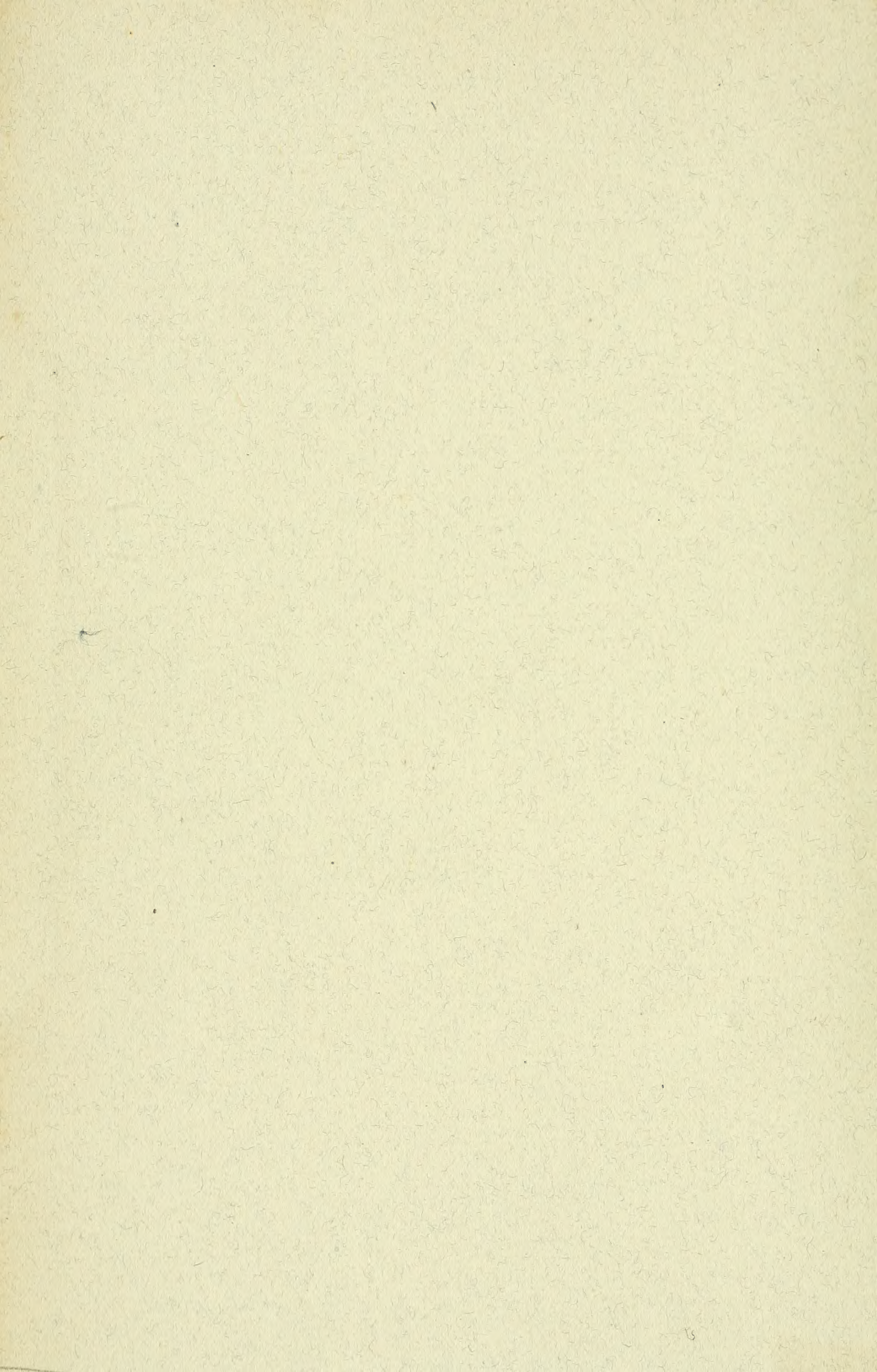
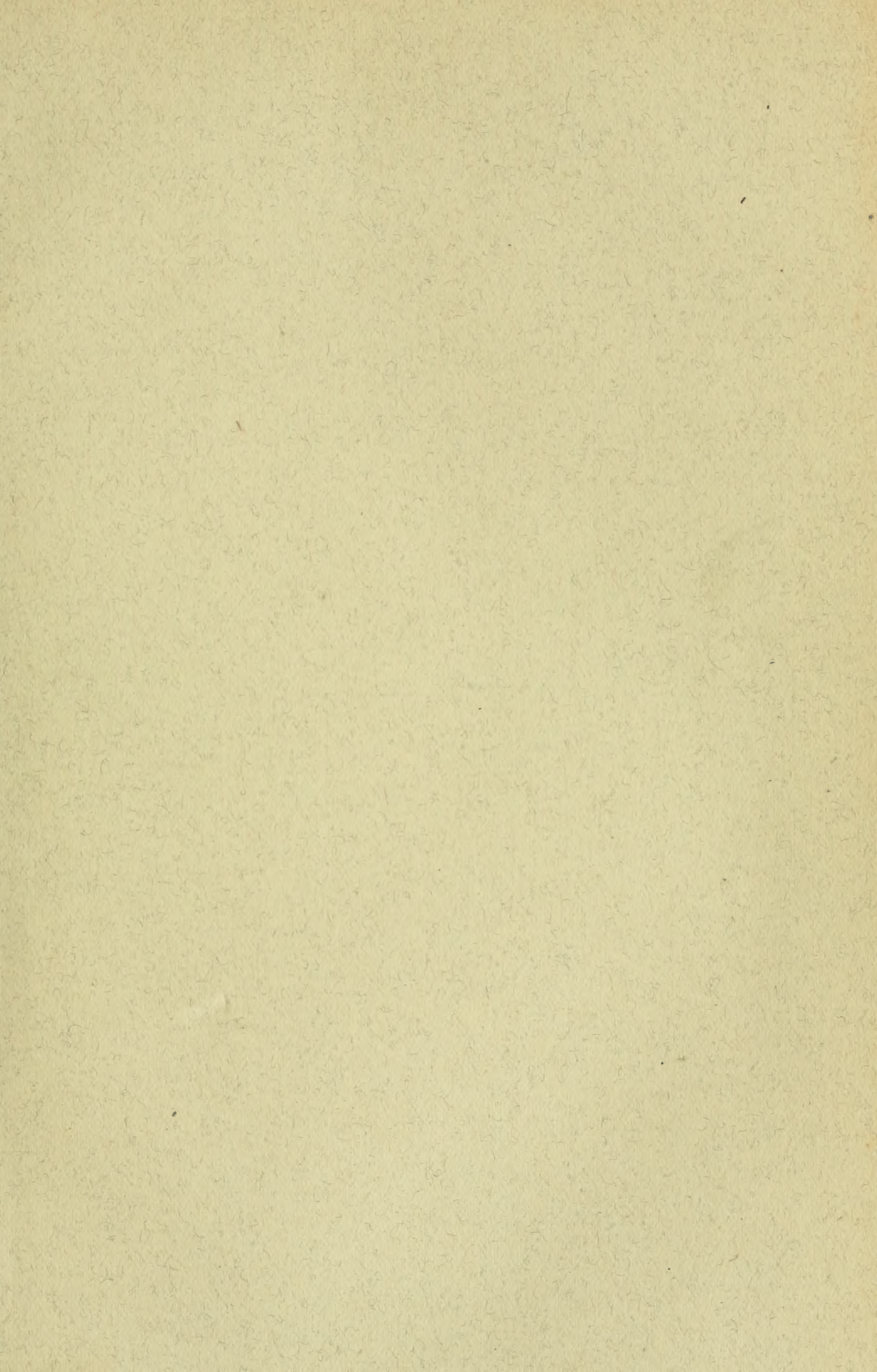
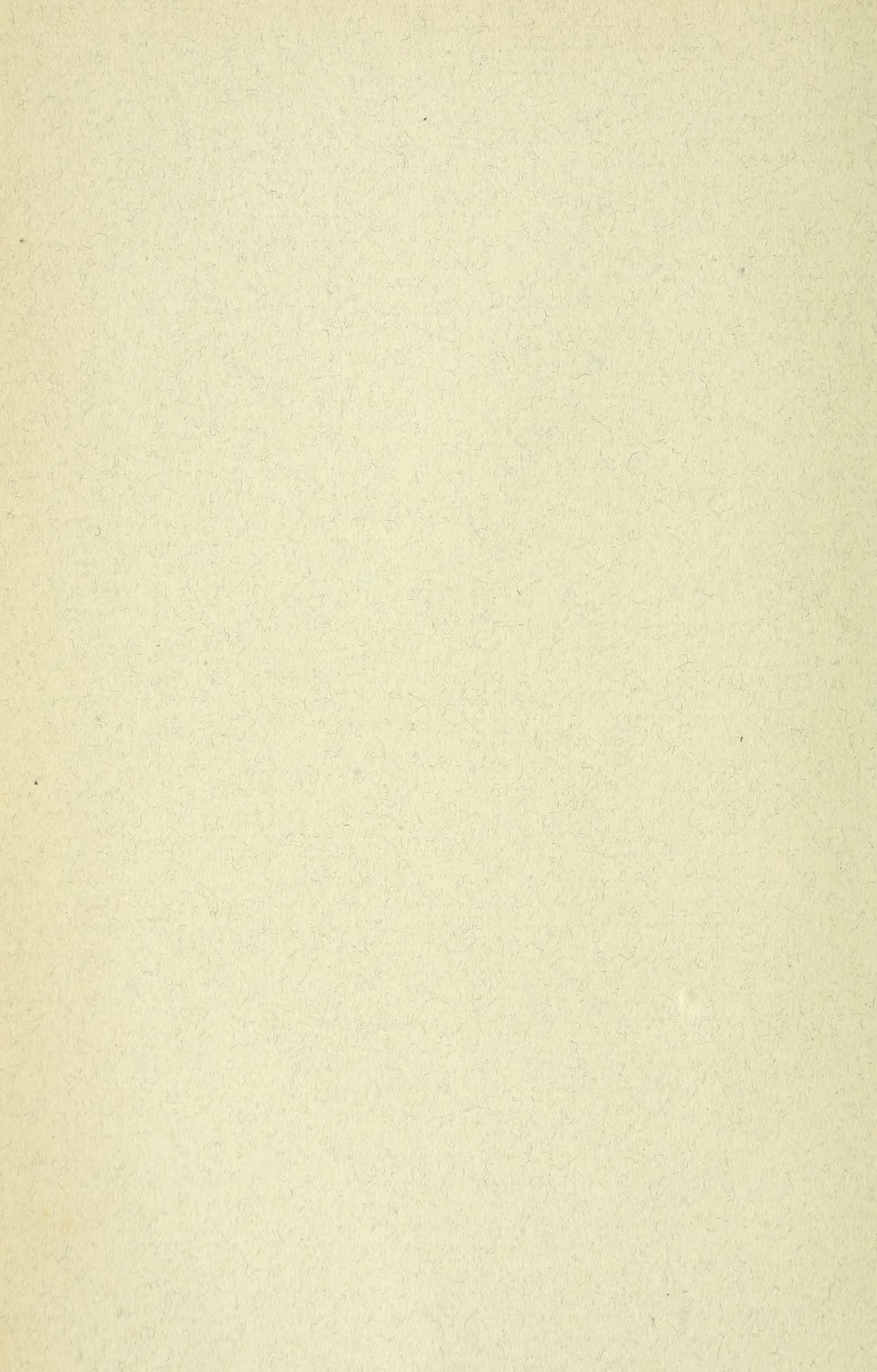












ZEITSCHRIFT

FÜR

WISSENSCHAFTLICHE ZOOLOGIE

BEGRÜNDET VON

CARL THEODOR V. SIEBOLD

UND ALBERT V. KÖLLIKER

HERAUSGEGEBEN VON

ERNST EHLERS

PROFESSOR AN DER UNIVERSITÄT ZU GÖTTINGEN

HUNDERTERSTER BAND

ERSTES UND ZWEITES HEFT

MIT 32 FIGUREN IM TEXT UND 23 TAFELN



LEIPZIG

VERLAG VON WILHELM ENGELMANN

1912

HERRN

GEH. REGIERUNGSRAT PROF. DR.

HUBERT LUDWIG

ZUM

SECHZIGSTEN GEBURTSTAGE

AM 22. MÄRZ 1912

ALS FESTGABE DARGEBRACHT

VON

FREUNDEN UND SCHÜLERN

Inhalt.



Beiträge zur Histologie und zum Verlauf der Regeneration bei Crinoiden.

Von

Dr. August Reichensperger.

(Aus dem zoologischen u. vergl. anatom. Inst. der Univ. Bonn.)

Mit 9 Figuren im Text und Tafel I—IV.

Inhalt.

Material und Methoden.

Bei der anatomischen Bearbeitung eines reichen Materials von *Isocrinus decorus* = *Pentacrinus decorus Wy. Ths.*, das mir in dankenswertester Weise von A. AGASSIZ zur Verfügung gestellt worden war, wurde meine Aufmerksamkeit stets von neuem auf die zahlreichen Regenerate hingelenkt. Schon damals beabsichtigte ich ein eingehenderes Studium des Regenerationsverlaufs. Zur Erkenntnis histo-

logischer Vorgänge war das Material jedoch leider nicht genügend konserviert, oder wenigstens nicht ohne Kontrollserien brauchbar. Um solche zu erlangen, benutzte ich einen längeren Aufenthalt an der zoologischen Station zu Neapel und beobachtete dort u. a. den Regenerationsverlauf von *Antedon rosaceus*. Dem leider inzwischen allzu früh dahingeschiedenen Cav. Lo Bianco gebührt mein besonderer Dank für die Besorgung der notwendigen Exemplare, die damals wegen des vorangegangenen Vesuv-Aschenregens große Schwierigkeiten bot. Dankbar gedenke ich ferner der Unterstützung von Prof. Mayer und Dr. Hense, welche notwendig wurde, als sich die Tiere, früheren Angaben entgegen, als äußerst empfindlich erwiesen. Näheres darüber folgt unten.

Wie überaus groß die Regenerationskraft der Crinoiden ist, geht am besten aus Przibrams experimentellen Studien hervor, die ich nur bestätigen kann. Um Regenerate zu gewinnen, brach ich an verschieden weit vom Kelch entfernten Stellen mehrere bis alle Arme ab. Bei einer kleineren Anzahl schnitt ich die Arme durch und zwar nicht nur gerade, oder an einer Gelenkverbindung oder Syzygie, sondern auch ganz schief durch mehrere Kalkglieder durch. Auf den Erfolg der verschiedenen Verfahren komme ich später zurück.

Nach der Amputation, die stets gelang, obwohl ich häufig die Tiere ganz aus dem Wasser nahm, wartete ich Stunden bis Tage, ehe ich das Regenerat nebst einem Stück alten Armes lostrennte und fixierte. Als Fixierungsflüssigkeiten dienten an erster Stelle Alkohol-Sublimatgemische in Meerwasser oder destilliertem Wasser, die meist vorher erwärmt wurden. Weniger günstig erwies sich konzentrierte Sublimatlösung, welche bessere Resultate gab, wenn bis zu einem Viertel 10%iges Formol zugesetzt wurde. Flemmingsche und Herrmannsche Mischung bewährten sich für bestimmte Zwecke gut, besonders für ältere Regenerate; bei jüngeren Stadien entkalkten sie zu plötzlich und riefen Gewebezerreißungen hervor.

Nicht geringe Schwierigkeiten verursachte die Entkalkung und das Zerlegen in lückenlose Schnittserien. Die reine Paraffineinbettung zeitigt nach meinen Erfahrungen an Echinodermen, besonders bei Crinoiden, nur ungenügende Resultate. Fast nie gelingt es, bei ihrer Anwendung die sogenannten dorsalen Fasermassen gut zu zerlegen. Dieselben reißen ganz aus oder trennen sich wenigstens von dem benachbarten Kalkgewebe und verursachen große Lücken. Um dem zu entgehen, benutzte ich entweder das reine Celloidinverfahren oder in weitaus der Mehrzahl der Fälle die Einbettung in Celloidinparaffin.

Letztere gestattete die Herstellung einwandfreier Schnitte von 4 μ aufwärts. Die Entkalkung wurde stets erst an dem von Celloidin gut durchtränkten Stück vorgenommen. Ich beließ die entwässerten Objekte bis 24 Stunden in Alkoholäther, brachte sie dann bis 4 Tage in Celloidin III, bis 6 Tage in Celloidin II, bis 8 Tage in Celloidin I. Als Entkalkungsflüssigkeit wandte ich, wie bei meinen früheren Arbeiten, 90%igen Alkohol + konzentrierte Salpetersäure (5—10 Teile auf 100 Teile Alkohol) an und wusch in reinem 95%igen Alkohol unter Zusatz von präcipitiertem Calciumcarbonat aus. Bei der folgenden Überführung in absoluten Alkohol löste sich natürlich das Celloidin zum größten Teile auf. Es empfiehlt sich daher baldmöglichst in Chloroform — Chloroformparaffin und reines Paraffin zu überführen und die Objekte in letzerem ziemlich lange zu belassen. Als durchaus sicherstes Verfahren erwies es sich aber, wenn ich den großen Aufwand an Zeit und Mühe nicht scheute und vom absoluten Alkohol an nochmals mit dem nun entkalkten Objekte den Celloidinweg nahm, ehe ich in Chloroform und Paraffin überführte. Auf diese Weise ließen sich ganze Kelche von *Antedon*, *Pentacrinus* und *Actinometra* in lückenlose Serien von 7,5 bis 15 μ zerlegen.

Gefärbt wurden die mit Wasser aufgeklebten Schnitte mit Delafields Hämatoxylin in Verbindung mit Eosin, Orange, u. a. m. Ebenso wurde Thionin für Drüsen- und Nervenfärbung angewandt, besonders aber Eisenhämatoxylin unter Nachfärbung mit Säurefuchsin, Orange, Aurantium u. dgl. Speziellere Färbungen erwähne ich an den in Betracht kommenden Stellen.

Bei der später erfolgten Durcharbeitung der Schnittserien stellte sich eine große Schwierigkeit heraus: Der Mangel an histologischen und embryologischen Vorarbeiten. Trotz Hamanns, Perriers u. a. eingehender histologischer Studien an dem spröden Crinoidenmaterial sind ganze Organkomplexe, wie auch einzelne Zellelemente noch recht problematischer Natur, und das wird meist schon durch den Namen angedeutet. Ich erinnere nur an das »gekammerte Organ«, das »drüsige Organ«, die »Sacculi«, oder an Bosshardts »zellige Elemente, die sich in den Partieen der Kalkgrundsubstanz vorfinden, die unmittelbar an die Dorsalfasermasse angrenzen« und andres mehr. — Ebenso ist der Verlauf der Embryonalentwicklung, der natürlich zwecks Vergleichs mit den Vorgängen während des Verlaufs der Regeneration überaus wichtig ist, nur bis zu einem verhältnismäßig frühen Punkte von Bury, Barrois und vor allem durch Seeligers klassische Arbeit klargelegt worden. Bis zum ersten Auftreten der Armanlagen lassen sich nämlich

die kleinen Pentacrinulae von *Antedon* unschwer im Aquarium ziehen; dann sterben sie, ob aus Mangel an Nahrung oder aus andern Ursachen steht dahin, rasch ab. Auch meine Versuche, die weitern Stadien, die mir gerade bezüglich der Armregeneration von Bedeutung schienen, heranzuziehen, scheiterten ganz. — Besseren Erfolg hatten meine Bemühungen bezüglich histologischer und anatomischer Einzelheiten am ausgewachsenen normalen Tier. Bevor ich auf die Regeneration und ihren Verlauf näher eingehe, möchte ich diese besprechen, werde aber zur Klarlegung bisweilen schon auf Regenerate hinweisen müssen, um spätere Wiederholungen zu vermeiden.

Die Arbeit wird daher drei Kapitel umfassen, nämlich:

1. Zur Histologie des normalen Tieres.
2. Histologisches Verhalten des Regenerats.
3. Äußeres Wachstum des Regenerats.

An Material standen mir gestielte und ungestielte Crinoiden zur Verfügung. Erstere gehören, wie oben bereits erwähnt, der Art *Isocrinus decorus* an. Daß es sich in der Tat um *Isocrinus* und nicht um *Endoxocrinus* handelt, wie A. H. Clark 1908 behauptet hat, konnte ich durch Vergleich mit Exemplaren des Londoner naturhistorischen Museums feststellen. Dieselben stammten aus der Challenger-Ausbeute und waren demnach von P. H. Carpenter bearbeitet. Meine Exemplare stimmen ohne Ausnahme mit den Challenger-Stücken und mit der Diagnose Carpenters 1884 sowie mit den Figuren auf Taf. XXXIII ff. überein. Sie sind im Besitze von Infrabasalia, welch letztere, nach A. H. Clark selbst, bei *Endoxocrinus* resorbiert sind. Ich gebe zu, daß meiner rein schematischen Darstellung 1905 eine Erklärung der beiden II. Br.-Serien fehlt. Solche Serien treten nämlich in der angegebenen Form in manchen Fällen an älteren Exemplaren auf, wie Carpenter übrigens Pl. XXXVII, Fig. 1 und 2 darstellt. Unterlassen habe ich die in dem mit D 2 bezeichneten Gliede meiner Textfigur gelegene Syzygie einzutragen. Geschieht das, so würde nach neuerer Auffassung (Bather, Minckert) ein D 3 hinzugefügt werden müssen. Im übrigen gibt die Clarksche Fig. 27 (1908 *b* S. 126) mir den besten Identitätsbeweis, da meine Exemplare eben dies Auftreten der Clarkschen Z_1 und Z_2 Glieder zeigen, wie es als charakteristisch für die Gattung *Isocrinus* bezeichnet wird. Bei meiner damaligen Darstellung kam es mir lediglich darauf an, zu zeigen, daß bei jeder Armteilung, sei sie normal oder anormal, ein Chiasma nervorum vorhanden ist. Was den Verlauf der Nervenstränge im Kelch anlangt, so finde ich ihn bei erneuter Durchsicht meiner Präparate genau, wie ich ihn damals beschrieben. Ich habe mich nicht darauf

beschränkt, den Verlauf an den Skeletstücken zu verfolgen, sondern habe auch Querschnittserien durch den ganzen Kelch hergestellt und danach rekonstruiert, ein Verfahren, das ich für ungleich sichrer, wenn auch für mühsamer halte wie rein morphologische Untersuchungen an den isolierten Skeletstücken.

Von ungestielten Crinoiden untersuchte ich, außer dem in Neapel gesammelten Material von *Antedon*, noch *Actinometra robustipinna* P. H. Carpenter 1881, welche mir in mehreren Exemplaren freundlichst von Herrn Geheimrat Ludwig aus der Ausbeute von Prof. Strubell überlassen wurde. Letztere kommen aber nur für den ersten histologischen Teil in Betracht, da ich weder bei ihnen, noch bei einer ganzen Reihe andrer Vertreter der Gattung *Actinometra*, welche mir zur Verfügung standen, jemals ein Regenerat fand. Auch scheint beim Fang und der Konservierung von *Actinometra*, soviel ich aus dem mir vorliegenden Material schließe, seltener ein Bruch der Arme einzutreten, wie bei *Antedon*. Dagegen wird häufig die Scheibe innerhalb des Kelches ganz abgeworfen oder wenigstens stark gelockert. Auf diesen Punkt wies bereits P. H. Carpenter 1888 hin.

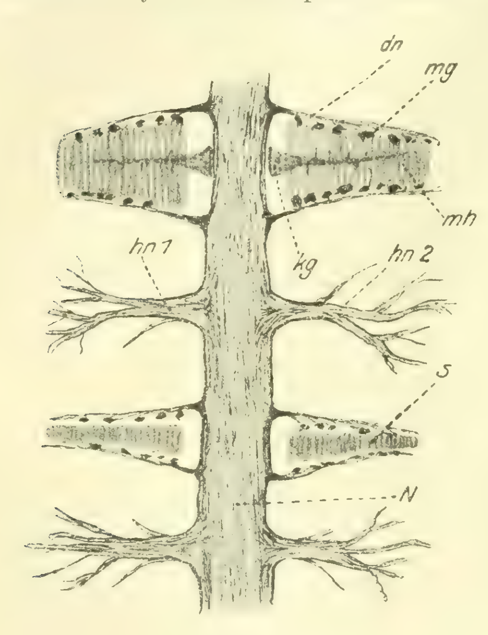
I. Zur Histologie des normalen Tieres.

1. Das dorsale Nervensystem und seine Verzweigungen.

Der Verlauf dieses mächtigen Systems im Kelch ist von verschiedenen Autoren, ich nenne nur Ludwig 1877, P. H. Carpenter 1884 und Hamann 1889 eingehend geschildert worden, so daß ich hierauf nicht näher einzugehen brauche. Weniger genau ist unsre Kenntnis über die Verzweigungen in den Armen. P. H. Carpenter war der erste, welcher näher auf dieselben einging. Er fand in der Mitte eines jeden Kalkgliedes Anschwellungen des centralen Stranges, von welchen vier starke Nervenzüge ihren Ausgang nahmen. Zwei derselben ziehen zur ventralen echten Muskulatur, während die zwei andern durch das Kalkgewebe zur Haut hinziehen. Eine Bestätigung dieser Verhältnisse gab Hamann und weise ich auf seine Ausführungen und die Abbildung in Bronns Klassen und Ordnungen hin (Seelilien, 1905, S. 1474).

Näher eingehen möchte ich hier auf die Befunde Perriers 1890, der eine große Anzahl unregelmäßig vom Hauptstrang ablaufender Nervenzüge konstatiert hat, und bestimmte Züge als sensitive, andre als rein motorische anspricht. Vorausgeschickt sei, daß er in jeder gelenkigen Gliedverbindung ventrale »muscles réfringents«, von dorsalen »muscles hyalins« unterscheidet. Die motorischen Elemente des

Nervensystems bei letztern bestehen nach seiner Schilderung aus zwei Teilen, nämlich »1: de masses ganglionnaires anastomosées, qui se disposent en plaques sur toute la surface terminale des muscles hyalins, 2: d'une lame nerveuse dont le plan est perpendiculaire à la direction de l'axe nerveux et qui occupe la region moyenne de chaque masse musculaire«. — Was nun die uns hier besonders interessierenden »masses ganglionnaires« angeht, so ist PERRIER meines Wissens in der Tat der einzige gewesen und geblieben, der diese Zellelemente als Bestandteile des Nervensystems in Anspruch nahm, und ich kann ihm darin voll und ganz beistimmen. Leider sind aber seine Zeichnungen, welche die Verhältnisse zur Darstellung bringen sollen, stark schematisiert und ganz irreleitend. Man vergleiche nur die Fig. 124 und 125, welch letztere ein Detail aus 124 bei stärkerer Vergrößerung wiedergeben soll. — PERRIERS Nachfolger bezweifelten entweder die nervöse Natur der »masses ganglionnaires«, oder sie beschrieben die Zellen, ohne ihnen eine bestimmte Funktion zuzuweisen, als birnförmige Gebilde mit Ausläufern, so BOSSHARDT, 1900, S. 99. — Den Zusammenhang der Zellen mit dem Centralnervenstrang zu konstatieren ist nicht ganz leicht. Es gelang mir zuerst auf dünnen Längsschnitten durch Armstücke, welche genau tangential zur Ventralseite geführt wurden. Hier zeigt sich folgendes: Außer einigen kleinen unregelmäßigen seitlichen Nervenzügen treten auf einem Schnitt, in den der Centralnervenstrang fällt, jederseits desselben, innerhalb eines Kalkgliedes sechs bedeutsamere Nervenzüge aus, im ganzen also zwölf. In Textfig. *A* sehen wir sechs, da die übrigen in einer andern Ebene liegen. Das Kalkglied wird in dem nebenstehenden Schnitt nach unten von der Syzygie *s*, nach oben von PERRIERS muscle hyalin (*m.h.*), der dorsalen Fasermasse andrer



Textfig. *A*.

Die im Arm vom Dorsal-Nervenstrang *N* abgehenden Äste. *hn 1, 2* Hautnerven; *dn* Nerv zu den masses ganglionnaires *mg*. — *kg* dichte Kalkgrundsubstanz.

Autoren, begrenzt. Zwischen diesen Grenzen bemerken wir in der Mitte einen starken Nervenast, der vom Centralstrang abläuft. Es ist das der Ast, der in der HAMANNschen Figur dem nach hinten zur Epidermis verlaufenden Nerven hn_1, hn_2 entspricht und den ich daher ebenso bezeichne. Oberhalb und unterhalb desselben nach den Grenzen des Kalkgliedes zu, zweigen sich aber in derselben Ebene, zwei sehr viel feinere, nur bei günstiger Färbung gut wahrnehmbare Nervenzüge *dn* ab, welche die Gliedverbindungen, seien dieselben nun Syzygien oder Synarthrieen im Sinne BOSSHARDS 1900 und MINCKERTS 1905, begleiten. Diese nur im ersten Beginn kompakteren Nervenzüge teilen sich sehr bald in feine Faserbündelchen und letztere treten mit den »masses ganglionnaires« in Zusammenhang. Welche Bedeutung dem zukommt, werden wir bei der Besprechung der dorsalen Fasermassen sehen.

Die Hauptelemente des Armnerven und seiner Abzweigungen sind feine Nervenfäserchen und verschiedene Arten von Ganglienzellen, die von HAMANN 1889 bereits näher charakterisiert wurden. Die Verteilung der Ganglienzellen ist nicht ganz gleichmäßig; meist liegen sie an der Oberfläche des Nervenfaserbündels und häufen sich ringförmig um die Austrittsstellen der Seitenäste, sowie besonders an dem Chiasma nervorum an, das sich am Beginn jeden Pinnulaenervs bildet. Sie können jedoch im Arm auch mehr in die Tiefe des Stranges rücken und dort ein fortlaufendes Band bilden. Ihre Gestalt ist im allgemeinen mehr abgerundet, wie HAMANN op. cit. Taf. XI, Fig. 1 darstellt. Auch sind multipolare Zellen sowohl bei *Pentacrinus*, wie bei *Antedon* und *Actinometra* als nicht übermäßig häufig zu bezeichnen. Die Bipolarität wiegt bei weitem vor. Ohne weiteres kenntlich sind die Zellen als Ganglienzellen durch den großen runden bläschenförmigen Kern und durch die überaus langen Ausläufer. Bei stärkster Vergrößerung und scharfer Tinktion läßt sich deutlich erkennen, daß die Ausläufer sich fast stets mehr oder weniger büschelig verzweigen und mit den feinen Nervenfasern in Verbindung treten bzw. sich in diese fortsetzen. Die Größe der Ganglienzellen geht bis zu $36 \times 10\,\mu$ mit Ausläufern bis $65 \times 10\,\mu$. In dem bläschenförmigen Kern tritt stets ein deutliches Kernkörperchen in Erscheinung und der Kern selbst zeigt ein feines, mehr oder weniger ausgebreitetes Netzwerk von Chromatinfäden. Färbt man stark mit Eisenhämatoxylin, so zeigen sich in dem Zellleib, außerhalb des Kerns, meist kleine Körnchen, bei Thioninfärbung treten dieselben noch deutlicher hervor. (Vergl. weiter unten.) Diese lassen sich dann auch in den Ausläufern bis zu den feinsten Enden hin konstatieren. Unter den gleichen Umständen erscheinen an

günstigen Stellen auch wohl die Nervenfasern noch feiner gekörnt. — An der Abzweigungsstelle der feinen Nervenzüge, welche zu Syzygie und Dorsalfasern führen, sind beim normalen ausgewachsenen Tier nicht sehr viele Ganglienzellen vorhanden, um so mehr aber beim Regenerat, das wir später verfolgen werden. Gehen wir nun einem solchen Nervenzug nach, so wird im allgemeinen das Bild schnell unklar, besonders wenn die Färbung des Objekts keine sehr distinkte ist. Der Nervenzug zerfasert sich und wird in dickern Schnitten absolut verdeckt von jenen obenerwähnten birnförmigen Zellen, die sich dazu noch besonders bei Anwendung von Delafields Hämatoxylin oder Thionin klatschig färben. Die starke Tingierung beruht in erster Linie auf der Anwesenheit von Granulae der verschiedensten Gestalt, welche sich bei stärkster Vergrößerung zumeist in feine Pünktchen auflösen lassen. Färbung und Vorkommen legen den Gedanken an Nisslsche Körperchen (Tigroïde) nahe, deren Vorkommen bisher nach Heidenhain 1911 bis zu den Würmern abwärts konstatiert wurde. Das eigentliche Plasma der birnförmigen Zellen färbt sich ebenso wie das der Ganglienzellen im Dorsalstrang, d. h. nur in geringem Maße, so daß die Körnchen scharf hervortreten. Leider habe ich bei der Regeneration durch die Kleinheit des Objekts eine eigentliche Tigrolyse nicht beobachten können; kenntlich war nur eine anscheinende Abnahme der Körperchen in vielen Zellen. So muß ich vorläufig dahingestellt sein lassen, ob die Granulae in der Tat Tigroïde sind. — Aufklärung über die Verbindung der birnförmigen Zellen mit den Nervenfasern läßt sich dadurch erreichen, daß man bei sehr dünnen Schnitten (4—5 μ), Eisenhämatoxylin in Verbindung mit Säurefuchsin, oder mit Prikrinsäure-Säurefuchsin anwendet. Im letztern Falle tut man gut, mit Eisenhämatoxylin etwas zu überfärben. Bei gelungener Färbung nimmt man deutlich wahr, wie sich die Nervenzüge im Kalkgrundgewebe hinziehen und an die birnförmigen Zellen herantreten, oft vereinzelt, oft zu feinen Bündelchen vereint. Im jungen Regenerat setzen sich die Nervenelemente meist direkt in Fortsätze der Zellen hinein fort, Textfig. *G*, S. 51; in ältern Armstücken hat es mehr den Anschein als träten die Fasern an die Zellen heran und umspönnen sie; vgl. Fig. 3 und 4, Taf. I, Fig. 1 und 2, Taf. III.

Nun zu den Zellen selbst: nach dem Vorhergesagten kann es wohl schon kaum einem Zweifel unterliegen, daß wir rein nervöse Elemente in ihnen zu erblicken haben; Perriers Ansicht der »masses ganglionnaires« wird aber noch besser bekräftigt, wenn wir den Bau der Zellen betrachten. Zu seiner Schilderung müßte ich das oben über die Ganglien-

zellen des Centralstrangs gesagte wörtlich wiederholen. Das einzig abweichende ist die stärkere mikrochemische Reaktion. Aber auch diese erklärt sich oft so, daß, während im Centralstrang die Ganglienzellen mehr vereinzelt liegen, sie hier gehäufter sind und sich vielfach decken. Im allgemeinen liegen sie paarweise in der Art, wie das Fig. 3 auf Taf. I von *Isocrinus* zeigt, unmittelbar an dem Bogen der Dorsalfasern. Bei *Antedon* entfernen sie sich oft etwas mehr von letztern und zieht dann der Nervenzug statt oberhalb der Zellen, dünn verteilt unterhalb derselben, d. h. zwischen Fasern und Zellen, her. Die Fig. 1 und 2, Taf. III mögen die Erläuterung geben. Sie sind ein und demselben Schnitt entnommen und zwar zeigt Fig. 1 eine typische Ganglienzelle aus dem Centralstrang, Fig. 2 zwei Zellen der »masses ganglionnaires« der Dorsalfasern mit herantretendenNervenfasern. Beides ist bei gleicher Vergrößerung gezeichnet.

Perrier hat nun bereits erkannt, daß sich die Zellen mittels Ausläufern in die Dorsalfasern und Syzygieen hineinziehen. Mit seiner Darstellung dieser Ausläufer stimme ich aber nicht überein. Er stellt dieselben sehr dünn und fadenförmig dar und hat überhaupt nicht gesehen, daß die birnförmigen Zellen einzelne Zellen sind; er hält jedes birnförmige Gebilde für zusammengesetzt aus einer großen Anzahl kleiner Ganglienzellen (s. seine Fig. 124). Demgegenüber stellte bereits Bosshardt 1900 fest, daß die birnförmigen Gebilde nur je eine Zelle seien, von denen aus sehr fein gekörnelte, schwach färbbare Fortsätze in die Dorsalfasermasse eindringen. Cuénot hatte sie vorher, 1891, als amas cellulaires bezeichnet und sagt fernerhin: »je n'ai pu parvenir à me faire une opinion sur leur nature, et ne puis confirmer chez *Antedon* que le fait même de leur existence«. Zugleich gibt er an, sie fehlten bei *Pentacrinus Wyville-Thomsoni.* Es kann das wohl nur am Erhaltungszustand des Materials gelegen haben, da ich bisher überhaupt keine Crinoidenform ohne diese Zellen fand; vgl. Fig. 3, Taf. I von *Isocrinus-Pentacrinus.* — Nach Perrier entspringt nun einer solchen Vereinigung von vielen kleinen Ganglienzellen ein zarter Ausläufer, der zu ebenfalls kleinen bipolaren Ganglienzellen σ' führen, bzw. in sie übergehen soll, die inmitten der Dorsalfasermasse liegen; bereits Bosshardt op. cit. S. 97 hat das bezweifelt. Oft auch läßt er eine ganze Reihe solcher sogenannter bipolarer Ganglienzellen kettenförmig sich aneinanderreihen. Nach meinen Präparaten von *Antedon*, *Isocrinus* und *Actinometra* liegen die Verhältnisse folgendermaßen: Den birnförmigen Zellen, welche nach Gestalt, Entstehung, Zusammenhang mit dem Centralstrang, Färbbarkeit u. a. m. echte Ganglienzellen sind, entspringen Ausläufer, welche

sich ebenfalls in gar keiner Beziehung von den Fortsätzen der Ganglienzellen des Centralstrangs unterscheiden, es sei denn, daß sie zuweilen etwas reicher verzweigt sind. Letzteres ist vornehmlich bei *Isocrinus* der Fall, vgl. Fig. 3, Taf. I. Mit Zellen treten die Ausläufer nicht in Verbindung, sondern ihre letzten Enden verlaufen zwischen der Fasermasse und umspinnen einzelne Faserbündel, Taf. III, Fig. 10. Perriers bipolare Ganglienzellen σ' sind zweifellos die von geringen Plasmaresten umgebenen Kerne der Dorsalfasern. Wie bereits Bosshardt erwähnt, sind die Ausläufer meist feingekörnt (ebenfalls Nissls Körperchen?); sie weisen auch mitunter eine kleine Verbreiterung auf, was mit dazu beigetragen haben mag, Perrier zu verleiten, in den Fortsätzen Zellen anzunehmen.

Als zweites, bei seinen muscles hyalins (»spindeligen Fasern« Hamanns) in Betracht kommendes Nervenelement nennt Perrier eine »lame nerveuse« und zeichnet dieselbe in seiner Fig. 122. Er läßt einen breiten sich bald verengernden Nervenstrang mit zahlreichen Ganglienzellen vom Centralstrang ausgehen. Derselbe liegt etwa in der Mittellinie der Fasermassen quer zu denselben und seine Fortsetzungen sollen seitlich ebenfalls bipolare Ganglienzellen sein. Daß diese »lame nerveuse« in der Tat mit dem Nervensystem gar nichts zu tun hat, davon habe ich mich auf einer großen Zahl von Schnitten aufs sicherste überzeugen können, nicht zum wenigsten an Regeneraten. Was Perrier als lame nerveuse ansprach, ist lediglich eine zusammenhängende dichtere Lage von Kalkgrundsubstanz ohne Lücken. Es bezeichnet dieser Zug von Kalkgrundgewebe die jeweilige Grenze zwischen zwei Gliedern und er ist bei Syzygieen wie bei Synarthrieen vorhanden. Sein Aussehen zeigt Fig. 2, Taf. I bei einer Synarthrie. Ein vom Centralstrang abgehender Nervenzug ist niemals vorhanden, ebensowenig sonstige nervöse Elemente, wie Ganglienzellen u. dgl. Wir treffen vielmehr seitlich nur Zellüberreste bzw. plasmaarme Kerne der kalkbildenden Elemente und in dem Gewebezug selbst zahlreiche Kerne der sogenannten Fasermassen. Der Gewebezug reicht fast bis an den Centralstrang heran, bleibt aber deutlich von ihm getrennt und zwar meist durch eine Schicht von Wanderzellen; er geht nicht, wie Perrier darstellt, in den Centralstrang über. Zur Peripherie zu verdünnt er sich allmählich, ohne jedoch irgendwelche fadenförmige seitliche Fortsätze zu bilden. In der Färbung unterscheidet er sich ebenfalls von den obengenannten nervösen Elementen, indem er, nur in verstärktem Maße, die typische Färbung des Kalkgrundgewebes annimmt. Innerhalb dieser Kalkgewebezüge, insbesondere der Syzygieen,

liegt die Bruchebene bei der Autotomie. Sie bilden, selbst unverkalkt, aber rechts und links von stark verkalkten Teilen eingefaßt, die schwächsten Stellen der Arme zwischen den aufeinanderliegenden Gelenkflächen zweier Glieder. Von dem Mechanismus der Autotomie soll in einem späteren Teile gesprochen werden.

Im Zusammenhang mit dem dorsalen Nervensystem haben wir hier noch eine Zellart zu erwähnen, die besonders beim Verlauf der Regeneration eine überaus wichtige Rolle spielt. Es sind dies große Wanderzellen, die von HAMANN zuerst erwähnt, wenn auch nicht näher beschrieben wurden. Er hat diese Zellen richtig angesprochen, während PERRIER sie, soweit ich besonders aus den Zeichnungen zu ersehen glaube, mit den Ganglienzellen verwechselt hat. Eine derartige Verwechslung ist bei einfacher Färbung sehr entschuldbar wegen der vielfach ähnlichen Gestalt beider Zellformen. Bei *Antedon* und *Isocrinus* sind diese Wanderzellen sehr viel zahlreicher wie bei *Actinometra*. Bei kräftigen Exemplaren von *Antedon* bilden sie vielfach eine vollständige Hülle, sowohl um das dorsale Nervencentrum im Kelch, wie auch um alle davon ausgehenden Nervenzüge und deren Abzweigungen. Oft sind noch die letzten feinen Nervenausstrahlungen von einzelnen solcher Zellen begleitet. Etwas weniger häufig treffen wir sie im allgemeinen in Verbindung mit dem ventralen Nervensystem. Diese Wanderzellen kommen in jeder denkbaren Form vor; sie können fast kugelrund, länglich oval ausgezogen bis wurmförmig sein; mitunter haben sie drei bis vier Fortsätze. Ihr Inhalt ist entweder im Ruhezustand homogen, oder er weist in einer schwach färbbaren Plasma-Grundsubstanz Massen von feinen dunkleren und helleren unregelmäßigen Körnchen und Stäbchen auf. Der Kern färbt sich ziemlich scharf, ist nicht sehr groß und läßt Einzelheiten, Kernkörper u. dgl. fast nie erkennen. Im Kern liegt das sicherste Unterscheidungsmerkmal von den benachbarten Ganglienzellen. Die Größe der Wanderzellen läßt sich nur annähernd wiedergeben; sie beträgt je nach der Ausdehnung in der Länge: 34×2 bis $52 \times 1{,}5\ \mu$. Dargestellt sind solche Wanderzellen in Fig. 1 und 2 der Taf. I und Textfig. *D*.

2. Dorsalfasern, Syzygialfasern, Verbindung der Cirren- und Stielglieder.

Während die Arm- und Pinnulaglieder der Crinoiden ventral je zwei echte Muskelbündel besitzen, finden wir dorsal, seitlich und hinter dem Centralnervenstrang starke Massen eines eigenartigen Verbindungsgewebes, über dessen Natur die Meinungen geteilt sind. Dasselbe Ge-

webe verbindet die Cirrenglieder und bei den gestielten Crinoiden auch die Stielglieder; wir treffen es weiterhin ausschließlich an als Verbindung von Costale I mit II sowie von Brachiale I mit II, und in allen Syzygieen. Außerdem unterschieden JOH. MÜLLER und W. B. CARPENTER noch eine dritte Art von Verbindungsgewebe, das zwischen ventralen Muskeln und dorsalem Gewebe vor — und nach BOSSHARDT auch hinter — dem centralen Nervenstrang des Armes liegt. Sie bezeichneten dasselbe als Interartikularsubstanz, BOSSHARDT nennt es ligamentöse Fasermasse (1900, S. 100 und Taf. 7, Fig. 18.) Ob diese Masse in der Tat histologisch als ein besonderes Gewebe betrachtet werden muß, werden wir noch näher untersuchen; zunächst wollen wir das dorsale Gewebe und seine Natur erörtern.

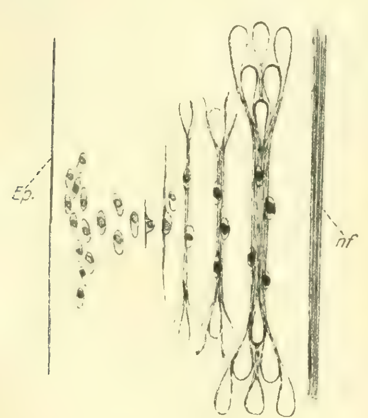
Kein geringerer als JOH. MÜLLER hat zuerst 1841 und 1847 die Verbindungsgewebe der Cirrenglieder als elastische Fasern angesprochen. Folgen wir ihm, so müssen wir auch alle andern in der Kapitelüberschrift genannten Elemente als elastische Fasern betrachten, da sie sämtlich in Funktion, Bau, Färbbarkeit u. a. übereinstimmen. Die beiden CARPENTER und spätere Autoren bis auf JICKELI 1884 pflichteten MÜLLER bei. JICKELI kam zuerst und zwar auf physiologischer Basis zu der Ansicht, daß die Verbindung der Cirrenglieder von *Antedon* nicht rein elastischer Natur sein könne, da die Cirren in der Lage sind, selbständig greifende Bewegungen auszuführen, sich anzuklammern u. dgl. m. Weiter ging in der Folge PERRIER, 1886—1890. Er spricht die elastischen Fasermassen als reine Muskeln an und nennt sie zum Unterschied von den ventralen Muskeln »muscles hyalins«, während er letztere als »muscles refringents« bezeichnet. Da er die »muscles hyalins« für stark innerviert hält, während ihm die an die muscles »refringents« tretenden Nervenelemente meist entgingen, glaubt er sogar, diese viel eher als elastisches Ligament bezeichnen zu sollen, wie jene. Im allgemeinen schließt HAMANN 1889 und 1905 sich an PERRIER an, indem er der ventralen Muskulatur (muscles refringents) eine dorsale Muskulatur (muscles hyalins) gegenüberstellt. BOSSHARDT endlich greift wieder auf Grund histologischer und physiologischer Betrachtungen auf MÜLLERS Auffassung zurück. Er unterscheidet echte Muskeln, welche ventral gelegen sind; Dorsalfasern, die er als elastische Bindesubstanz auffaßt; und endlich »ligamentöse Fasermasse«, die gleichfalls elastisches Bindegewebe sei. Trotz BOSSHARDTS scharfsinnigen Argumenten nähert sich meine Auffassung der fraglichen Verbindungen vielmehr derjenigen von JICKELI, HAMANN und PERRIER. Die Gründe sind verschiedener Natur und sollen hier erörtert werden. Zu diesem Zwecke muß ich

vorgreifen und schon Regenerationsvorgänge schildern, welche auf die Neubildung der Dorsalfasern und der Muskeln sich beziehen.

Im älteren Regenerat beginnt das Wachstum von Muskeln und Dorsalfasern damit, daß sich an bestimmten Stellen Mesenchymzellen differenzieren. Die Muskelzellen treten dabei etwas später auf, wie die Dorsalfaserzellen, lassen sich zu Anfang aber nur schwer von letztern unterscheiden. Die Dorsalfaserzellen sind oval, mehr oder weniger ausgezogen; sie besitzen einen ziemlich großen Kern mit meist mehreren großen und vielen kleinen Kernkörperchen und ihr Plasma erscheint äußerst fein gepunktet, Taf. I, Fig. 5ff. Sie sammeln sich an der Peripherie und dringen mit fortschreitendem Dickenwachstum des Armes gegen den Centralnervenstrang vor. In dessen unmittelbarer Nähe finden wir dann die ältesten Dorsalfaserzellen bereits weiter entwickelt, Fig. 7, Taf. I. Die Zelle hat sich lang ausgezogen und zeigt feine Fasern. Ob diese im Plasma eingeschlossen bleiben, oder ob später die Zellen den Faserbündeln aufliegen, ist bei der überaus geringen Größe des Objekts schwer zu entscheiden. Ich habe Bilder erhalten, welche sehr für ersteres sprachen, andre wieder schienen mehr auf letztere Auffassung hinzuweisen, besonders die älteren Stadien, Fig. 9 ders. Taf. Ist das Faserbündel fertig ausgebildet, so bieten die Bildungszellen ein durchaus anderes Bild, Fig. 10 und 11. Der Kern färbt sich mit Hämatoxylinen usw. so intensiv, daß er keine Einzelheiten mehr erkennen läßt, die Menge des Zellplasmas nimmt mehr und mehr ab, es wird homogen und ist schließlich nur mehr als dünner hellerer Rand um den Kern vorhanden. Den meisten älteren Autoren ist denn auch die Existenz von Zellplasma entgangen, noch PERRIER spricht nur von Kernen, während BOSSHARDT um die Kerne »eine allerdings nur sehr schwach tingierte Plasmamasse« fand »deren Kontur genau festzustellen uns nicht gelungen ist«.

Das Wachstum der eigentlichen Fasermasse geht nun so vor sich, daß von den Zellen mehr und mehr feine Fäserchen produziert werden, welche in der Mitte dicht zusammenliegen. Nach den Enden zu geraten sie bei zunehmender Länge beiderseits an die Kalkgrundsubstanz, welche ihrerseits in lebhaftem Skeletbau begriffen ist. Möglicherweise zerteilen sch infolgedessen die einzelnen Faserbündelchen pinselartig, die Fasern schmiegen sich in das Maschennetz der Kalkgrundsubstanz ein und kehren gegeneinander bogenförmig um. Dadurch entstehen die eigenartigen von MÜLLER als Arkaden bezeichneten regelmäßigen Schleifen. Sie liegen meist in mehreren bis vielen Reihen übereinander und je weiter sie von der Mitte des Faserbündels entfernt sind, um so

vereinzelter sind die Fasern, welche sie bilden, um so schwerer hält es sie nachzuweisen. Vielfach treten, besonders in den frühen Stadien, nur Fasern eines Bündels zu Schleifen zusammen, später werden auch die benachbarten Bündel durch Bogen miteinander verknüpft, worauf schon MÜLLER hinweist. Nebenstehende, vereinfachte, ganz schematisierte Fig. *B* soll einen ungefähren Begriff des Wachstums der äußerst verwickelt gebauten Fasermassen geben. HAMANN 1889 stellt in Fig. 7, Taf. XI isolierte Zellen aus derselben von *Antedon rosaceus* dar, CHADWICK 1907, Taf. III, Fig. 35 solche von *Antedon bifida* Penn. = *rosaceus* Linck. Nach beiden besitzt jede einzelne Faser einen Kern und ist an den Enden pinselförmig gespalten. Ich habe mich nur davon überzeugen können, daß zu jedem Kern bzw. jeder Zelle ein Faserbündel gehört und daß dessen einzelne Fasern an den Enden auseinandertreten, während sie in der Mitte dicht aneinander gedrängt liegen.



Textfig. *B*.
Schema des Bildungsganges der sog. Dorsalfasern. *nf*, Dorsalnervenstrang; *Ep*, Epithel des Armes.

Ganz anders wie oben geschildert denkt sich BOSSHARDT, soweit ich aus seiner Beschreibung ersehen kann, die Entstehung der dorsalen Fasern. Er schreibt wie folgt: »Fig. 20 endlich dürfte über die Herkunft der Dorsalfasern Aufschluß zu geben geeignet sein. Sie stellt ein Stück des Grenzbezirks zwischen der Kalkgrundsubstanz und der Fasermasse dar. Die einzelnen Fasern entstehen durch Vereinigung von Fibrillen, die die Ränder der Hohlräume bilden, zwischen denen sich die Intercellularsubstanz ausbreitet, um dann im Bereiche der eigentlichen Fasern gänzlich zu verschwinden. Die die Fasern zusammensetzenden Fibrillen erscheinen also hier als Fortsetzungen, bzw. Differenzierungen der Grundsubstanz der Kalkkörper. Gegen die Mitte der ganzen Fasermasse hin werden die einzelnen Fasern stärker, weil die Zahl der zu ihrer Bildung zusammentretenden Fibrillen zunimmt. So ist es auch begreiflich, daß manche Autoren die Dorsalfasern mit pinselförmig ausstrahlenden Enden dargestellt haben.«

BOSSHARDT hält demnach anscheinend die Fasermasse für ein Derivat der jederseits gelegenen Kalkgrundsubstanz, eine Auffassung, der ich nach meiner obigen Schilderung nicht beitreten kann. Daher

ist es auch kaum angängig, die Kontinuität zwischen den Dorsalfasern und dem organischen Grundgewebe im Gegensatz zu den Muskeln sehr stark zu betonen, wie das vor BOSSHARDT bereits von MÜLLER, PERRIER, CARPENTER und CUÉNOT geschah. Mögen die äußersten Schleifen noch so fein sein, sie heben sich bei günstiger Färbung stets vom Kalkgrundgewebe gesondert ab, wenn sie auch kein Endplättchen bilden, wie wir das von den ventralen Muskelfasern sehen werden. Es wird sich ferner zeigen, daß die Unterschiede zwischen Dorsal- und Ventralmuskulatur in Wachstum und Entwicklung viel mehr gradueller wie prinzipieller Natur sind; mögen die endgültigen Resultate noch so verschieden sein, wir können im Anschluß an HÉROUARD 1903 meines Erachtens mit Recht sagen: »Elles ne sont d'ailleurs qu'une différenciation spécial du tissu mesenchymateux ....«

Was die in der Dorsal-Fasermasse gelegenen Zellen betrifft, so ist aus dem vorher erwähnten wohl ersichtlich, daß sie sich weder als nervöse Elemente ansprechen lassen, PERRIER 1890, noch daß sie ohne weiteres mit den Bindesubstanzzellen der Kalkgrundsubstanz identifiziert werden können, BOSSHARDT 1900, S. 97. Sie sind eben zur Hervorbringung der Fasern spezialisiert und sie lassen sich besonders in früheren Stadien stets von allen andern Zellarten unterscheiden.

Greifen wir nun auf das erste Kapitel zurück, und nehmen wir hinzu, daß die Dorsal-Fasermassen in der Tat sehr reich innerviert sind, so können wir uns wohl nicht mehr, weder histologisch noch physiologisch, auf den Standpunkt stellen, sie seien einfaches Bindegewebe mit elastischen Eigenschaften, wie BOSSHARDT annimmt. Er hat eben die nervöse Natur der birnförmigen Gebilde nicht erkannt und hielt PERRIERS Ansicht darüber nach seinen Präparaten für nicht genügend begründet. Er sagt nur: »Wir enthalten uns daher mit CUÉNOT jeder bestimmten Meinungsäußerung über die erwähnten Gebilde und begnügen uns vorläufig damit, ihre Existenz bei *Antedon* zu konstatieren.« Ein Bindegewebe, zu dessen Fasern Nerven führen, ist meines Wissens nicht bekannt, und eine so starke Innervierung, wie sie uns hier vorliegt, scheint mir für Bindegewebe schlechthin einfach ausgeschlossen. Ich bin geneigt, die »masses ganglionnaires« als eine Art von Centren für die Autotomie anzusprechen, welche, sei es ganz selbständig, sei es in Verbindung mit dem Dorsalnerv, auf die sogenannten »Fasermassen« einwirken.

Sehr eigentümlich und leicht irreführend ist das Verhalten der Dorsal-Fasermassen bei Färbungen, besonders bei Anwendung mehrerer Farbstoffe. Doch kann ich ihm mit HAMANN 1905, S. 1465 kein so großes

Gewicht beilegen, wie BOSSHARDT das tut. Letzterer fand, daß bei Anwendung der von GIESONschen Färbung die ventrale Muskulatur Pikrinsäure annahm, während die dorsalen Fasern heller, die ligamentösen Fasermassen dunkler violett tingiert wurden. Ich kam zu dem gleichen Ergebnis: hier wie bei allen andern Färbungen verhalten sich dorsale Fasern und ventrale Muskeln durchaus verschieden; aber es ist, worauf schon HAMANN hinwies, nicht außer acht zu lassen, daß die Färbung der Dorsalfasern auch von der des echten Bindegewebes abweicht. Auf freundlichen Rat meines Kollegen W. J. SCHMIDT versuchte ich Färbungen mit WEIGERTS Resorcin-Fuchsin und UNNAS saurem Orcein, welche bei Wirbeltieren die elastischen Fasern scharf hervortreten lassen. Beide Färbungen übten keinen besonderen Einfluß auf die Fasermassen aus. Bei Anwendung von Eisenhämatoxylin und Nachfärbung mit Aurantia, einem ausgesprochenen Muskelfarbstoff, ist der Unterschied zwischen ventraler Muskulatur und Dorsalfasern sogar kaum wahrnehmbar, wovon ich mich oft überzeugen konnte. Häufig kommen in den dorsalen Fasermassen auf Armlängsschnitten merkwürdige wellenförmige Zeichnungen zur Beobachtung — vornehmlich bei ganz gestreckter ventraler Muskulatur, — welche kaum anders wie als Kontraktionszustände aufgefaßt werden können. Sie ähneln entfernt den sogenannten Kontraktionsknoten in glatten Muskelzellen. Die Färbung der Wellenhügel weicht in auffälliger Weise von derjenigen der Wellentäler ab. Erstere nähert sich der Muskelfärbung, letztere ist die gewöhnliche Färbung der Dorsalfasern. (Anwendung von Eisenhämatoxylin mit Orange, Eosin u. a. m.) Immerhin lege ich der Färbung kein sehr großes Gewicht bei. Daß dies hier nicht mit Unrecht geschieht, scheint mir auch aus dem Vergleich zwischen eigentlichen Dorsalfasern und sogenannter ligamentöser Fasermasse hervorzugehen, auf deren verschiedene Färbbarkeit BOSSHARDT hinweist. Es kann gar kein Zweifel bestehen, daß beide absolut identisch sind; außer der wenig verschiedenen Reaktion auf vereinzelte Farbstoffe habe ich in hunderten von Schnitten nicht den allergeringsten Unterschied finden können, es sei denn eine etwas dichtere Lagerung der Faserbündel. Der ganze Aufbau der Fasern, die Zellen, die Innervierung sind durchaus gleich. In Schnitten, bei denen der beiderseitige Zusammenhang der ligamentösen Fasermasse mit der Kalkgrundsubstanz gewahrt war, habe ich niemals ein Bild erhalten, wie es BOSSHARDT in Fig. 21 gibt. Dasselbe stimmte vielmehr stets mit dem der Dorsalfasern im gleichen Schnitt überein. Auch CHADWICK weist kurz auf diese Gleichheit hin, indem er 1907, S. 13 sagt: »The fibres which form the

interarticular ligaments are not distinguishable from the extensor fibres (Dorsalfasern).«

Alles was bisher in bezug auf die Dorsal-Fasermasse gesagt wurde, trifft in gleicher Weise zu für die Verbindung der einzelnen Cirrenglieder bei *Antedon*, *Actinometra* und *Isocrinus*, ferner für die Verbindung der Stielglieder von *Isocrinus*, für die Verbindung zwischen Costale I und II, und endlich für die Syzygieen, was Bosshardt mit Recht stark betont (op. cit. S. 102). Die Syzygieen im Stiel von *Isocrinus* — es liegt je eine unter jedem Cirren tragenden Glied, zeigen keine Abweichung von denen der Arme; nur sind ihre Fasern auf ein Minimum verkürzt. Im übrigen besitzen sie ebensogut die charakteristischen Schleifen, Zellen und Nervenelemente, wie die Dorsalfasern; nur sind dieselben schwerer festzustellen. Wenn nun Hamann 1889, S. 127 schreibt: »Ob man die Fasern in den Syzygieen, — das sind die Nahtverbindungen, welche zwei Armglieder an Stelle der Muskulatur verbinden können — ebenfalls für muskulös erklären will oder nicht, das hängt gänzlich vom Belieben ab. Eine strenge Grenze zwischen elastischer Faser und kontraktiler Spindelzelle kann ich nicht auffinden,« so kann ich nur mit dem zweiten Satz übereinstimmen. Noch weniger kann ich Hamann beipflichten, wenn er, 1905, S. 1466, sagt: Die Fasermasse in den Syzygieen, d. h. die Fasern, welche die Nahtverbindung von je 2 Kalkstücken derartig herstellen, daß diese unbeweglich gegeneinander sind, wird jedermann der Bindesubstanz zurechnen. Ihr Bau ähnelt dem der dorsalen Muskelfasern. . . . . . Eine histologische Unterscheidung zwischen beiden Faserarten ist sehr schwierig, hier kann nur die Beobachtung am lebenden Tier entscheiden und diese zeigt, daß die Fasern der Cirren sich kontrahieren, daß den Fasern der Syzygieen aber jedes Kontraktionsvermögen abgeht.« — Meines Erachtens sind wir lediglich vor folgende zwei Möglichkeiten gestellt: Entweder wir müssen nur die ventralen Fasermassen als Muskulatur ansprechen und die übrigen Verbindungen als elastische Bindegewebsfasern; oder wir müssen allen ebengenannten Verbindungen ohne Ausnahme kontraktile Eigenschaften zuweisen, sie etwa für eine primitive Form von Muskulatur ansehen. Für letztere Auffassung scheinen mir, abgesehen von der reichen Innervierung und sonstigen histologischen Einzelheiten noch mehr Gründe vorzuliegen.

Bosshardt gibt am Schluß seiner Arbeit selbst zu, daß die Erklärung der aktiven Cirrenbewegung unmöglich ist, wenn wir als Verbindung der Cirrenglieder nur elastisches Bindegewebe annehmen. Bei *Antedon* ist es aber unbestrittene Tatsache, daß die Ranken aktiv

beweglich sind. Die Bewegung erfolgt nach meinen Neapler Beobachtungen ziemlich langsam, wenn das Tier ungestört ist. Reizt man dasselbe, so kann man auch schnellere Bewegungen sehen, die von unten nach oben erfolgen, falls das Tier auf einer Alge oder einem Stein festgeklammert saß. Dabei ist ein Mitwirken der Schwerkraft, das oft zur Erklärung herangezogen wird, ausgeschlossen. An ganz frischen Tieren habe ich in seltenen Fällen sogar eine Art langsamer Gehbewegungen mittels der Cirren unter gleichzeitiger leichter Armbewegung beobachtet. Die Cirrenspuren waren nachher im feinen Bodensand deutlich sichtbar. Nach Alexander Agassiz, der mehrere *Isocrinus* lebend einige Stunden hielt, sind die Rankenbewegungen dieser Form sogar recht energisch: »They use the cirri more rapidly, then the arms and use them as hooks, to catch hold of neighbouring objects.« Die Cirren von *Isocrinus* weisen aber genau die gleichen Elemente auf, wie diejenigen von *Antedon*. — Ein weiterer Punkt, der meines Erachtens nicht leicht zu erklären ist, wenn wir nur elastisches Bindegewebe als Gliedverbindung annehmen, ist die Möglichkeit der Autotomie. Die Cirren sind in der Lage, ohne merkbaren äußern Einfluß, ja ohne heftigere Bewegung ganz oder teilweise Autotomie auszuüben. Letzteres geschieht äußerst selten und habe ich nur wenige Teilregenerate von Ranken erhalten können. Ersteres kommt häufiger vor und scheint an bestimmte chemisch-physikalische Eigenschaften des Wassers geknüpft zu sein, die festzustellen nicht gelang.

In Neapel hatte ich ein Zimmer bezogen, das, mit großem Aquarium versehen, in dem damals neu erbauten Teil der Stazione zoologica gelegen war. Das Aquarium, aufs beste eingerichtet, wurde von der ebenfalls neuen Leitung mit hinreichend gekühltem Wasser versehen, das sich fortwährend erneuerte. Die Lichtseite wurde abgeblendet. Trotz aller Vorsichtsmaßregeln gelang es nicht, *Antedon* länger wie 2—3 Tage dort am Leben zu erhalten, obwohl Prof. Mayer und Dr. Hensen mir mit großer Sachkenntnis beistanden. Letzterer hatte sogar die Freundlichkeit eingehende Untersuchungen des Wassers auf Schadstoffe vorzunehmen, welche aber alle ohne Ergebnis blieben. Eine Änderung trat im Verlauf der fünf Monate, die ich dort weilte, nicht ein. Alle späteren Versuche endeten mit dem baldigen Absterben der Tiere, obwohl sich andre Echinodermen u. dgl. vorzüglich hielten.

Ich benutzte daher auf Prof. Mayers Rat kleinere Glasgefäße, die von der alten Leitung gespeist wurden und dort hielt sich *Antedon* ausgezeichnet. Das Absterben in dem großen Aquarium vollzog sich nun stets unter den gleichen Erscheinungen. Die Tiere machten sich

seßhaft und hielten die Arme leicht ausgebreitet oder halb eingerollt, während *Antedon*, wenn er sich wohlfühlt, die Arme weiter ausstreckt. Nach etwa 24 Stunden oder später begann die Autotomie. Ohne starke Bewegungen wurden oft nach und nach die ganzen Pinnulae zuerst abgeworfen oder kleine Armstücke sanken von der Spitze beginnend zu Boden, bis die Arme nur mehr aus Stümpfen bestanden. Häufig folgten dann die Cirren, meist als Ganzes, wie schon oben gesagt. Wurden die verstümmelten Tiere dann in das andre Behältnis gebracht, so regenerierten sie prompt. — Zuweilen verlief die Autotomie mit solcher Regelmäßigkeit, daß der Kelch in der Mitte lag und die Armstücke strahlenförmig, in ähnlicher Ordnung, durch kleine Zwischenräume getrennt, um ihn her. Fast stets vollzog sich die Autotomie an einer Syzygie, so daß die Vermutung Bathers und Minckerts 1905, die Syzygieen seien prädestinierte Durchbruchsstellen, sicher zu recht besteht. Mir scheinen diese Tatsachen, die ähnlich Perrier 1873, Marshall 1884 u. a. schilderten, darauf hinzuweisen, daß in den Verbindungen der Cirrenglieder, wie in den Syzygieen kontraktile Elemente vorhanden sind, da ich mir anders nicht erklären kann, wie ohne überaus krampfhafte und starke Bewegungen das Tier in der Lage sein sollte, Autotomie auszuüben. Mikroskopisch läßt sich feststellen, daß die Syzygieen meist in der Mitte reißen; seltener findet ein Bruch in der Schleifenregion statt. Ich denke mir den Vorgang derart, daß auf Nervenreize hin eine plötzliche Überkontraktion der Fasern stattfindet, so daß diese reißen. Auch wenn man ein stillsitzendes Tier mit der Pinzette an einem distalen Armteile fest faßt, ohne es sonst zu beunruhigen, erfolgt vielfach die Autotomie plötzlich ohne stärkere Bewegung. Sicher ist, daß die Autotomie nicht nur mechanisch erfolgt, wie Minckert anzunehmen geneigt scheint, op. cit. S. 233 ff. Ob überhaupt die untern Armpartien lediglich mechanisch infolge von Einrollen autotomieren können, bleibt mir zweifelhaft. — Es ist, wie schon berichtet, höchst ausnahmsweise der Fall, daß Autotomie an einer Synarthrie eintritt. In solchen Fällen reißt, soviel ich erkennen konnte, zunächst die dorsale Fasermasse, später erst folgen die ventralen Muskeln. Die abgebrochene Oberfläche bietet ein verwirrtes Bild von Fasern und die Regeneration tritt etwas weniger prompt ein, wie beim Bruch einer Syzygie. Darin liegt wohl auch die Beantwortung der Frage Bosshardts, warum in den Gelenken zwischen Costale I und II und Brachiale I und II nur Muskeln der einen Art, d. h. Dorsalfasern zur Ausbildung gelangten. Dem Tiere wird eben durch eine solche Einrichtung das Abwerfen der untersten Armteile bis auf den Kelch

erleichtert; auch hier haben wir, was schon Minckert als wahrscheinlich betrachtet, prädestinierte und präformierte, intravitale Durchbruchstellen. Tatsächlich findet man in natura öfter Tiere, welche am Costale I oder Brachiale I Regenerate aufweisen.

Von Interesse ist ein Vergleich der Minckertschen Ansichten mit denen von A. H. Clark 1910. Er zeigt sowohl die wechselnde Stellung und Unsicherheit bezüglich des Wertes von Syzygieen und dorsalen Fasermassen, wie er auch anderseits den Beweis liefert, daß sich eine erneute physiologische Untersuchung am lebenden Material lohnen würde. Beide, Clark wie Minckert, halten die fraglichen Fasermassen für reines Bindegewebe mit elastischen Eigenschaften. Beide sind infolgedessen der Ansicht, daß auf mechanischem Wege, d. h. durch plötzliche starke Armbewegungen, Autotomie erfolgt. In allen übrigen Punkten stehen sich beide diametral gegenüber. Minckert hält die Syzygie im Leben für einen locus minoris resistentiae, wie fast alle Forscher vor ihm. Sars 1868, findet in Clark einen Verteidiger, indem letzterer die Syzygieen im Leben für mindestens so stark hält, wie die muskulären Verbindungen. Minckert ist der Ansicht, daß die Autotomie durch ein starkes Einrollen der Arme, d. h. durch stärkste Zusammenziehung der ventralen Muskulatur erfolgt; Clark glaubt, daß, wenn aus einem Grunde, beispielsweise unter dem Eintritt einer Panik bei Gefangennahme, »the muscles are rendered inert« (also erschlaffen), das Dorsalligament zur äußersten Grenze sich kontrahiert und die Fasern in den Syzygieen sich ebenfalls zusammenziehen, und zwar »through sympathetic action«; da Clark nun glaubt, daß die Syzygialfasern normal unter einer mittleren Spannung stehen, können sie vermöge ihrer Kürze der Kontraktion der Dorsalfasern nicht in gleichem Maße folgen »but would be pulled apart, thus breaking off the arm at the syzygie«. — Während also hier der Bruch auf stärkste Streckung und Einrollung vom Kelch ab erfolgt, wird er bei Minckert durch Einrollung in Richtung auf den Kelch zu hervorgerufen. Letzterer spricht die Ansicht aus, daß während des Wachstums vieler Comatuliden zwecks Armvermehrung, die alten Arme freiwillig abgeworfen werden; Clark nimmt einen unfreiwilligen Bruch an, indem er zwar den Dorsalfasern die Fähigkeit zuschreibt, sich vermöge ihrer »contractile power« stufenweise den Wachstumsverhältnissen anzupassen, den Syzygialfasern dagegen diese Fähigkeit wie oben abspricht, S. 44. Letztere Annahme scheint mir etwas willkürlich, zumal er kurz vorher S. 43, auch von den Syzygialfasern sagt, sie seien ebenfalls »kontraktile«, wenn auch in geringerem Maße wie die Dorsalfasern;

der Ausdruck »kontraktile« ist zudem irreleitend, da er eo ipso den von Clark für Bindegewebe gehaltenen Fasermassen muskulöse Eigenschaften zuspricht. Sind solche aber vorhanden, so ist es unnötig, die Autotomie rein mechanisch zu erklären.

Der Auffassung beider Autoren steht die Tatsache entgegen, daß z. B. *Antedon* auf Reize sowohl dadurch reagieren kann, daß sämtliche oder einige Arme bis zum äußersten Grade eingerollt werden, als auch dadurch, daß die Arme gänzlich nach außen hin geschlagen werden, ohne daß weder hier wie dort ein Bruch erfolgt. Dieser müßte aber wohl unter den Umständen eintreten, falls die Clarksche und Minckertsche Anschauung zu Recht bestände. — In dem Satze: »the syzygie is in living crinoids at least as strong as the muscular articulations, as anyone may prove for himself by breaking up crinoid arms«, stimme ich Clark gerne zu. Ebenso kann ich ihm nur beipflichten, wenn er fortfährt: »Under certain conditions, however, the syzygie becomes peculiarly weak, and often breaks of itself.« Wollen wir diese beiden Tatsachen aber vereinen, so müssen wir meines Erachtens den Syzygialfasern muskulöse Eigenschaften zuerkennen, d. h. eine Kontraktilität, welche je nach ausgeübtem Reiz und Befinden des Tieres unabhängig von der Kontraktion der übrigen Gliedverbindungen, eintreten kann oder nicht. Die oben geschilderte Innervierung deutet an, daß dies möglich ist. Überschreitet die Kontraktion einen bestimmten Grad, der allerdings mechanisch im Bau der Syzygie begründet ist, so tritt die Autotomie ein.

Von allen auf Muskeln und Fasern von mir untersuchten Teilen scheint mir der Stiel der gestielten Crinoiden am ersten ohne eine gewisse Kontraktilität seiner Fasern auskommen zu können, — hier treffen wir auch die birnförmigen Ganglienzellen nur in sehr beschränkter Zahl, — allerdings mit Ausnahme der auch dort vorkommenden Syzygieen. Bei *Isocrinus* laufen die Fasern der gewöhnlichen Glieder meist durch mehrere derselben durch und sind stärker in Kalkgewebe eingebettet. Es dürfte der Stiel daher an solchen Stellen intravital ebensowenig brechen wie postmortal. Versucht man letzteres, so erhält man stets eine unregelmäßige Fläche mit Bruchstücken der benachbarten Glieder. Glatt bricht nur die Syzygie, die sich unter jedem Cirren tragenden Glied befindet. Sie ist auch hier unzweifelhaft prädestinierte Bruchstelle, und beim Stiel der Crinoiden ist noch weniger, wie bei den Armen einzusehen, wie eine freiwillige Autotomie auf rein mechanischem Wege erfolgen sollte. Daß die Syzygie stets direkt unterhalb des Cirrengliedes liegt, hat für das Tier die Bedeutung, daß es sich mit den nach dem

Bruch am untersten Ende stehenden Cirren gleich wieder aufrecht anklammern kann, indem dann diese Cirren die Wurzelcirren vertreten, mit denen vorher die Festheftung besorgt wurde.

Auf die Absterbeerscheinungen ohne vorhergehende Autotomie, auf die besonders LANG 1894, S. 965, hinweist, und die er als rätselhaft bezeichnet, wenn man die Dorsalfasern nur als elastisch ansehe, gehe ich nicht näher ein, da ein sicherer Beweis aus ihnen weder für die eine, noch für die andre Auffassung zu entnehmen ist. BOSSHARDT macht darüber nähere Angaben, denen ich nicht ganz beistimmen kann. »Tritt der Tod unter normalen Bedingungen ein,« schreibt er S. 104, »so erhält sich die ventrale echte Muskulatur im Zustande der Kontraktion« d. h. die Krone ist geschlossen, »sie erschlafft und erhält sich in diesem Zustande, sobald der Tod plötzlich und infolge einer Vergiftung herbeigeführt wird«; d. h. die Krone ist dann ausgebreitet. Unter dem hiesigen Institutsmaterial sowie in sonstigen Sammlungen konnte ich feststellen, daß letzteres durchaus nicht als Regel angesehen werden kann. Von *Metacrinus*, *Pentacrinus*, *Actinometra* und *Antedon*, habe ich fast ebensoviel Stücke gesehen, die bei Vergiftung durch Alkohol oder Formol mit geschlossener Krone abgestorben waren, wie mit offener, stark zurückgeschlagener.

Eine genauere Untersuchung von physiologischer Seite würde vielleicht die Frage nach der Natur der Dorsal- und Syzygialfasern endgültig beantworten; vorläufig muß ich mich auf den Standpunkt stellen, daß wir denselben sehr wohl primitive muskulöse Eigenschaften zuerkennen können, und daß dadurch eine bessere Erklärungsmöglichkeit vieler Vorgänge gegeben ist, als wenn wir uns damit begnügen, sie als reines Bindegewebe zu betrachten.

3. Die ventrale Muskulatur.

Bezüglich dieser hochdifferenzierten Muskeln möchte ich zu BOSSHARDTS eingehender Schilderung einige Ergänzungen liefern und zugleich, im Anschluß an das vorige Kapitel, die Neubildung der Muskeln im Regenerat besprechen. Nachdem SCHWALBE 1869 bei den Muskelfasern der Ophiuren zuerst eine sogenannte doppelte Schrägstreifung beschrieben hatte, finden wir erst bei JICKELI 1884 eine dunkle Hindeutung auf eine Schrägstreifung der Muskelfasern von *Antedon*. Außer ihm hat nur BOSSHARDT dieselbe wiederaufgefunden und genauer erläutert. Dessen Feststellungen bezüglich des Baues der einzelnen Faser bei *Antedon* kann ich mich nur anschließen. Außerdem gelang es mir aber auch, für die Ventralmuskulatur von *Isocrinus* und *Acti-*

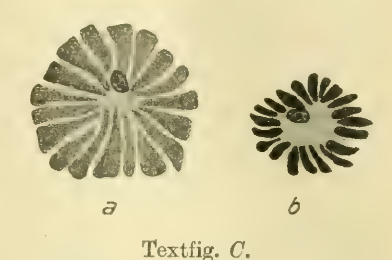
nometra eine Doppelschrägstreifung nachzuweisen. Am leichtesten gelingt dies, wenn man mit Eisenhämatoxylin bis zu einem gewissen Grade überfärbt und dann Aurantia, Eosin oder verdünntes Säurefuchsin anwendet. Das Sarkoplasma (»isotrope Substanz« BOSSHARDTS) der Muskelfaser zeigt dann eine gelbe oder rötliche Färbung und wird von scharfkonturierten schwärzlichen Fäden der kontraktilen Substanz, Myofibrillen, spiralig umwunden. Der Verlauf der Spiralfäden ist nach dem Kontraktionsstadium des Muskels verschieden. Ist die Faser sehr stark zusammengezogen, so verlaufen sie quer über den Muskel fast parallel, so daß ein Bild zustande kommt, wie es ungefähr KNOLL von dem Schließmuskel bei *Lima* darstellt, den er im kontrahierten Zustande »als etwa quergestreift bezeichnen müßte«. Ein so starker Kontraktionszustand kommt aber bei *Antedon* äußerst selten zur Fixierung, und ist BOSSHARDT nach seiner Äußerung nicht zu Gesicht gekommen. Ich stelle in Fig. 19, Taf. I einen solchen dar, und zwar wurden zuerst bei tiefer Einstellung die untern Linien, später bei hoher Einstellung die obern eingezeichnet. Unentschieden läßt BOSSHARDT zwei Fragen: 1. ob die beiden dunkeln Liniensysteme einer einzigen Spirale angehören (RHODE 1885, BALLOWITZ und WACHWITZ), oder ob die anisotrope Substanz in zwei verschiedenen Spiralen angeordnet ist (ENGELMANN 1881 und KNOLL 1892, neuerdings MARCEAU 1907); 2. ob und in wieweit läßt sich die doppelte Schrägstreifung auf einen Kontraktionsvorgang zurückführen. — Zugunsten derjenigen, welche in der Doppelschrägstreifung einen Kontraktionsvorgang sehen, spricht nach BOSSHARDT die Tatsache, daß glatte, längsgestreifte und doppelt schräggestreifte Fasern gemischt vorkommen.

Was zunächst die zweite Frage betrifft, so muß ich ebenfalls die Doppelschrägstreifung für einen Kontraktionszustand der im absolut erschlafften Zustand stets längsgestreiften ventralen Muskelfasern halten. Bei genügend starker Vergrößerung und intensiver Färbung habe ich glatte Fasern niemals feststellen können. An Armstücken, die eine bestimmte Streckung hatten, zeigte sich, daß alle ventralen Muskelbündel einfach längsgestreift waren, ohne jede Schrägstreifung. Solche Armstücke entnahm ich z. B. einem Exemplar von *Isocrinus*, dessen Arme in geringem Maße dorsal geneigt waren; ich erhielt sie auch von *Antedon*, falls es gelang, die Tiere vor der Fixation in natürlicher Stellung mit Chloralhydrat zu betäuben. Anderseits zeigten alle sehr stark ventral eingekrümmten Armstücke fast ausschließliche starke Schrägstreifung ihrer Muskeln, und zwar hatten die am meisten ventral gelegenen, also die am energischsten zusammengezogenen, die engsten Spiralen.

Die erste Frage möchte ich in dem Sinne beantworten, daß die anisotrope Substanz sich nur als einfaches Schraubensystem angeordnet zeigt. Abgesehen von ihrer viel geringeren Dicke haben die Muskelfasern von *Antedon* usw. große Ähnlichkeit mit den Muskelfasern aus dem Mantel der Cephalopoden, wie sie Ballowitz darstellt. Vor allem die abgeplattete Faser aus dem Mantel von *Eledone*, Heidenhain 1911, S. 606, zeigt ein Bild, wie man es häufig bei *Antedon* trifft. Am ersten erkennt man den Spiralverlauf bei mäßig gestreckten Fasern, wie Fig. 20, Taf. I zeigt. Man sieht dann deutlich, daß die Doppelschrägstreifung dadurch hervorgerufen wird, daß Oberseite und Unterseite zugleich sichtbar sind, daß es sich in der Tat aber nur um eine einfache Streifung handelt. Je intensiver die Eisenhämatoxylinfärbung eines möglichst dünnen Schnittes und je stärker die Vergrößerung ist, um so klarer werden die Verhältnisse, vornehmlich, wenn man in Kontraktion fixierte und beim Schneiden zerrissene Teile antrifft. So zeigt Fig. 21, Taf. I deutlich die gleichsinnig verlaufenden Spiralgänge und ihre Lage. Wir sehen, daß sie nur in der äußersten Schicht der Fasern vorzukommen scheinen, nicht, wie bei dem Schalenmuskel der Muscheln, durch die ganze Dicke hindurch entwickelt sind. Abgesehen von den Spiralgängen erscheinen die Muskelfasern in Längsschnitten homogen, ohne Ausbildung einer Rindenschicht oder dergleichen. Nebenstehende Textfigur gibt bei gleicher Vergrößerung und Färbung Querschnitte durch Muskelfasern, und zwar bei *a* in Kontraktion, bei *b* in erschlafftem Zustand. Wir sehen in beiden Figuren eine Anzahl von sogenannten Muskelleisten, welche von mehr oder weniger keilförmiger Gestalt sind und sich kreisförmig bis elliptisch anordnen. Die Zahl der Leisten ist selten sehr hoch, sie bleibt meist unter 20 und übersteigt, soviel ich sah, niemals 25. Sie liegen von Sarcoplasma umhüllt und lassen zwischen sich einen ziemlich erheblichen Spalt. In der Mitte ist vielfach ein Kern der Faser anzutreffen. Ist der Muskel erschlafft, so ist der mittlere Raum ziemlich umfangreich; bei zunehmender Kontraktion wird die Form der einzelnen Leisten noch ausgesprochener dreieckig, keilförmig; die Leisten wachsen an Umfang und nehmen besonders nach der Mitte hin an Ausdehnung zu, so daß der dort befindliche Raum sich verkleinert und bei stärkster Zusammenziehung fast verschwindet. Sehr dünne, mit Eisenhämatoxylin stark tingierte Querschnitte durch kontrahierte Muskeln geben weitere Auskunft über die Leisten. Dieselben bestehen aus einer Kittsubstanz, in welche die Myofibrillen eingebettet liegen. Fig. 17, Taf. III zeigt einzelne Leisten aus aneinander grenzenden Muskelfasern. Die Fibrillen liegen meist in zwei, selten in drei oder

mehr Längsreihen angeordnet, im allgemeinen näher zum Rande hin, während die Mitte freibleibt.

Betrachten wir nun kurz ihre Entwicklung und die Art ihrer Befestigung an der Kalkgrundsubstanz. Im vorigen Kapitel erwähnte ich bereits, daß Muskel- und Dorsalfasern aus sehr ähnlichen Elementen ihren Ursprung nehmen. Doch tritt dann bald eine deutliche Scheidung auf, die in Fig. 12 und 13, Taf. I gegen Fig. 5 und 6 deutlich erkennbar wird. Die Urmuskelzellen sind etwas umfangreicher, ihr Plasma erscheint mehr gestrichelt wie gepunktet. Der Kern besitzt nur ein deutliches Kernkörperchen. Ehe eine solche Zelle sich weiter differenziert, tritt fast regelmäßig eine mitotische Teilung ein. Diese wird dadurch eingeleitet, daß der Kern zunächst dunkler und das Kernkörperchen unkenntlicher wird (Fig. 13, Taf. I). — Bei der Regeneration der Ophiuren (*Amphiura* spec.?) tritt nach DAVYDOFF 1901 eine Teilung der Muskelzellen erst in vorgeschritteneren Stadium ein, nämlich, wenn sich dieselben bereits stark in die Länge gestreckt haben, Taf. XVIII, Fig. 29. Bei *Antedon* habe ich das nicht beobachtet. — Nach der Teilung, die regulär verläuft, verändern sich die beiden Schwesterzellen in eigentümlicher Weise. Sie liegen meist nebeneinander, wie das Fig. 15 zeigt. Der Kern ist umfangreicher geworden und besitzt stets zwei Kernkörperchen. Das Zellplasma hat sich nach zwei Seiten gezogen. Kurz darauf hat sich die Zelle noch mehr gestreckt und spitz ausgezogen, der Kern ist oval geworden und an Stelle der zwei Kernkörperchen ist ein einziges getreten, das merkbar größer ist. Es hat also wohl eine Verschmelzung stattgefunden. In diesem Stadium glaube ich die Bildung der ersten Fibrillen wahrgenommen zu haben (Fig. 16). Auf der folgenden beobachteten Stufe (Fig. 17) hat die Zahl der Fibrillen sehr zugenommen und die junge Muskelfaser bildet ein in höchst seltsamer Weise gedrehtes Band, wie aus der Zeichnung ersichtlich ist. Ob diese Drehung mit der späteren Schrägstreifung irgendwie in Zusammenhang steht, oder ob sie nur mit der gegenseitigen Lage der Fasern, die bekanntlich zu Bündeln vereinigt sind, etwas zu tun hat, entzieht sich meiner Beurteilung. In letztgenannter Figur bemerken wir auch eine Anheftungsstelle des jungen Muskels. Jede einzelne Fibrille endet in einem deutlichen dunkeln Pünktchen an der Kalkgrundsubstanz und



Textfig. *C*.
Querschnitt durch Muskelfasern. ZEISS. homog. Imm. 2,00, Oc. 4. Eisenhämatox.-Aurantia.

zwar meist an der Grenze zwischen dieser und den abgeschiedenen Skeletteilen, ob sie dabei mit dem Kalk selbst in Berührung tritt und an ihm haftet, erscheint mir fraglich. Bei der ausgewachsenen Faser (Fig. 18) ist eine eigenartige Körnung im Sarcoplasma sichtbar; der Kern ist langgestreckt und weist ein kleines Bläschen mit Kernkörper auf. An der Anheftungsstelle haben sich kompakte Platten entwickelt (Fig. 22, Taf. I), in denen sich die einzelnen Fibrillen nicht unterscheiden lassen. Wir sehen, wie sich die Platten der Kontur der Maschen anpassen, in denen die Skeletteile lagen. Nach der intensiveren Färbung der Platten und der ihnen benachbarten Faserteile scheint es fast, als ob eine besonders ausgeschiedene Substanz die Anheftung bewirke.

Hier möchte ich noch merkwürdiger Zellen gedenken, die sich regelmäßig an den Muskelenden finden, die ich jedoch nirgends erwähnt sah. Sie liegen in der den Anheftungsplatten benachbarten Grundsubstanz und nur dort. Ihre Gestalt ist etwa halbmondförmig, der Kern färbt sich intensiv und ein wahres Gewirre von Ausläufern geht von ihnen aus, das am besten durch Eisenhämatoxylin sichtbar wird. Die Ausläufer ziehen faserig hin und her, treten an die Muskelfaserenden heran und lassen sich zwischen ihnen ein kurzes Stück verfolgen. Es ist schwer, über die Funktion dieser Zellen etwas auszusagen, um so mehr als ich ihre Entstehung nicht verfolgen konnte. Vielleicht sind es besonders differenzierte Bindegewebselemente, welche eine Verstärkung der Teile bewirken, an denen die Muskeln haften. Mit der Innervierung der Muskulatur haben sie nichts zu tun. Diese geschieht lediglich von dem obenerwähnten Nervenast aus, den Carpenter beschrieb. Derselbe teilt sich in äußerst feine Zweige, welche von der Seite in die Muskelbündel eindringen und an die Fasern herantreten. — Minckert sagt 1905 an einer Stelle bei Besprechung der Syzygieen: »Erfahrungen der Ontogenie an *Antedon rosaceus* zeigen, daß die in Entwicklung begriffenen Armglieder hinsichtlich ihrer Gestalt wie der Art ihrer Verbindung, noch auf vom Stiel losgelösten Stadien, keine nennenswerten Unterschiede aufweisen, so daß offenbar aus einer annähernd gleichen, indifferenten Anlage sowohl Gelenkverbindungen, wie Syzygieen sich differenzieren.« Dies zeigen auch, wie wir sahen, die Regenerationsprozesse, bei denen anfänglich weder histologisch noch morphologisch erkannt werden kann, welcher Wert den einzelnen Gliedverbindungen zukommt und ob sie sich zu einer Syzygie oder zu einer Synarthrie gestalten werden.

4. Das gekammerte Organ.

Auf den Bau des gekammerten Organs, das nach unsrer Auffassung einen enterocölen in sich abgeschlossenen Hohlraum bildet, während es früher als Organ des Blutgefäßsystems angesehen wurde, gehe ich hier nicht näher ein und verweise nur auf die Zusammenfassung von Hamann 1905, S. 1493ff. Ich will an dieser Stelle nur über einige Besonderheiten berichten, welche seinen Inhalt betreffen. Soviel mir bekannt, ist Perrier der einzige, der einen solchen erwähnt, nach allen andern Autoren bildet das gekammerte Organ einen fünfkammerigen leeren Raum. Perrier 1890, S. 23, schreibt darüber: »Ces poches elles-mêmes contiennent d'ordinaire un grand nombre d'éléments libres, très regulièrement sphériques, qui n'absorbent presque pas les matières colorantes et tranchent nettement par là sur tous les autres. Nous n'avons pas rencontré d'éléments semblables en dehors des chambres de l'organe cloisonné.« In meiner Arbeit über *Isocrinus* 1905, sind die »corps sphériques als dunkle Körner erwähnt (S. 13).

Diese Elemente zeigen nach meinen Präparaten eine ganz bestimmte Neigung zu gewissen Färbungen. Vielleicht dürfte dies, in Verbindung mit ihrem gleich zu erwähnenden Vorkommen, eine Hindeutung auf ihren Zweck und zugleich auf die Natur des gekammerten Organs erlauben. In allen Teilen des Organs, und nur in diesen, treffen wir kleine und größere kugelige Gebilde. Fig. 23, Taf. I zeigt eine Kammer mit Inhalt. Die Gebilde färben sich äußerst schwach mit Eosin, Orange, Aurantium, Säurefuchsin und verwandten Stoffen. Sie nehmen teilweise mit Delafields und Heidenhains Hämatoxylin, sowie mit Thionin eine starke Tinktion an. Nach einer solchen läßt sich erkennen, daß die kleineren Teilchen aus feiner bröckeliger Substanz bestehen. Von dieser werden auch die großen Kugeln überzogen, aber in verschiedener Weise, bald durch eine dickere, bald durch eine sehr dünne Lage. Bei Anwendung der Immersion wird nämlich ersichtlich, daß die corps sphériques Hohlkugeln sind, was am deutlichsten zutage tritt, wenn sie bei dünnen Schnitten angeschnitten wurden, wie das Fig. 24 darstellt. Die Größe der am weitesten entwickelten beträgt 6 bis 10 μ und wir finden diese Körper bei *Isocrinus*, bei *Antedon* und bei *Actinometra*, woraus sich schließen läßt, daß sie eine ganz normale Bildung sind und ihnen wohl eine ganz bestimmte Aufgabe zusteht. — Woher entstehen diese Körper? Das ist mir zweifelhaft geblieben, obwohl gewisse Andeutungen vorhanden sind, daß das ziemlich hohe Epithel des gekammerten Organs eine Rolle dabei spielt. An ihm liegen meist kleinere

Bläschen und solche, welche reicher von organischer Substanz umzogen sind (Fig. 23). Ein direktes Hervorgehen aus dem Epithel, oder Veränderungen innerhalb seiner Zellen habe ich, zumal bei der Kleinheit der Elemente, nicht konstatieren können. Ich gebe nun die Notizen über das Vorkommen der corps sphériques in sämtlichen von mir in Serien zerlegten Kelchen (Celloidin-Paraffin-Einbettung). Es handelt sich hier nur um ausgewachsene Tiere:

5 *Isocrinus decorus:* Sämtliche Kammern mit zahlreichen Kügelchen versehen.

2 *Actinometra robustipinna:* Sämtliche Kammern mit zahlreichen Kügelchen versehen.

1 *Actinometra* spec.? Sämtliche Kammern mit zahlreichen Kügelchen versehen.

6 *Antedon rosaceus* normal: Sämtliche Kammern mit zahlreichen Kügelchen versehen.

3 *Antedon rosaceus* in Regeneration sämtlicher Arme begriffen.

Von diesen letzten regenerierenden Exemplaren besaß eines sehr wenige Kügelchen, die beiden andern gar keine; statt dessen zeigte sich im gekammerten Organ zerstreut ein Fadenwerk von stark färbbarer Substanz, wie solche die Kügelchen umgibt. Kerne sind weder an den Kugeln noch in der bröckelig fadigen Substanz aufzufinden. Auf Grund obiger Tatsachen neige ich zu der Ansicht, daß im gekammerten Organ Reservestoffe, die vielleicht auf osmotischem Wege dorthin gelangen, aufgespeichert werden. Nach der Färbung der umgebenden Substanz und nach dem Aussehen der Bläschen liegt es am nächsten, an einen Vorrat von Kalk in mehr oder weniger konzentrierter Lösung zu denken, der in den Bläschen abgelagert wird. Ein abschließendes Urteil habe ich mir noch nicht bilden können, zumal ich erst in Bonn auf diese Verhältnisse aufmerksam wurde, und kein lebendes Tier daraufhin untersuchte. Im folgenden Kapitel, das sich auf die Kalkgrundsubstanz bezieht, scheint mir ein weiterer Hinweis auf die Natur der corps sphériques gegeben und zwar in bestimmten Zellen, von denen ich annehme, daß sie mit der Kalkbereitung für das Skelet in Verbindung stehen.

Bezüglich des »drüsigen Organs« (Axialorgan) habe ich mich vergeblich bemüht, über dessen Zusammenhang mit andern Organen ins Klare zu kommen. Nur für eine enge Verbindung mit den Blutlacunen möchte ich mich aussprechen, die auch CHADWICK annimmt, wenn er sagt 1907, S. 21: As already stated above, a part of the lacunar system is in close relation with the axial organ (Fig. 46). Im gleichen

Sinne sprach sich LUDWIG schon 1877 aus. HAMANN ist dagegen der Ansicht, daß die Blutgefäße nur in das Bindegewebe verlaufen, welches das drüsige Organ umgibt. Ich habe mehrmals Stellen gefunden, welche ein direktes Eintreten der Blutgefäße in das Organ selbst wahrscheinlich machen, wie z. B. Fig. 1, Taf. II zeigt. Das dünne Epithel der Blutgefäße geht unmittelbar in das dickere des drüsigen Organs über und außerdem finden sich mitunter die Produkte der Zellen des drüsigen Organs, die zerstreut in ihm vorkommen, im Blutgefäßsystem wieder. (Vgl. Fig. 2, Taf. II mit Fig. 3.) Daß es sich in den ziemlich stark färbbaren, runden Körnchen um Produkte der Zellen des Organs handelt, geht daraus hervor, daß die Zellen an solchen Stellen, wo Körnchen liegen, einen ausgesprochenen Drüsencharakter annehmen (Fig. 8, Taf. II); unter anderm zeigt das Zellplasma winzige Vacuolen. Wenn ich HAMANNS Figur Taf. IX, 5, recht deute, hat er die Körnchen ebenfalls gesehen, aber nicht bezeichnet (in dem an der äußern Peripherie gelegenen Drüsenschlauch). CHADWICK berichtet, daß sich zur Brutzeit die Zellen des Axialorgans von ihrer Basalmembran loslösen und amöboid werden; ich habe bisher keinen Beweis dafür finden können, obwohl die Hauptfortpflanzungsperiode in die Zeit meiner Anwesenheit in Neapel fiel.

5. Die Kalkgrundsubstanz.

Die Struktur der Kalkgrundsubstanz und ihre Entwicklung hat bisher bei unsern Tieren eine wechselnde Auffassung gefunden, wie auch die Art der Zellelemente, die in ihr vorkommen. Im großen und ganzen bildet die Grundsubstanz auf Schnitten überall ein mehr oder weniger engmaschiges Netzwerk, in dessen Lücken das Kalkskelet lag. Zuweilen sind diese Maschen sehr gleichförmig in Gestalt und Größe, wie z. B. im Kelch von *Isocrinus*, oft aber liegen enge und weite, runde und elliptische Maschen dicht nebeneinander, wie in den Armen von *Antedon*. Das Netzwerk wird, wie HAMANN 1889 am treffendsten schildert, »von Fibrillen gebildet, welche Fortsätze sternförmiger Zellen sind, die in den Knotenpunkten des Maschenwerks liegen«. Hier bemerkt man sie allerdings am häufigsten, doch kommen sie vereinzelt auch an den verschiedensten andern Stellen vor. PERRIER 1890 bezeichnet die Zellen als »corpuscules«; sie seien stets mit wenigstens zwei Ausläufern versehen und etwa sternförmig. Auch BOSSHARDT nennt die Elemente »kugelige Körperchen«, an denen er aber weder feinere Strukturverhältnisse noch Ausläufer erkennen könne. Er hält sie für bloße Kerne der in der Kutis liegenden Bindegewebszellen (Fig. 23).

Daß es nicht nur Kerne sind, welche in der Grundsubstanz liegen, läßt sich bei Anwendung von Eisenhämatoxylin mit starker Säurefuchsinnachfärbung, aber auch schon bei einfachern Methoden erkennen. Zwei Zellarten treten dann deutlich zutage. Zunächst kugelige oder etwas gestreckte kleine Zellen mit dunklem Kern, der von geringer Plasmamenge umgeben ist. Von diesen Zellen gehen Ausläufer in Gestalt feiner Fibrillen aus, welche sich mannigfaltig verzweigen, oft auch mit den Fibrillen benachbarter Zellen ein unregelmäßiges Gewirr bilden und in Verbindung mit den kleinen und großen Maschen, welche von Kalk ausgefüllt waren, der gesamten Grundsubstanz ein wabiges Aussehen verleihen. Vgl. Fig. 25 und 29, Taf. I.

An zweiter Stelle finden wir im Grundgewebe diejenigen Zellen, welche meiner Ansicht nach den Aufbau und die Verstärkung des Kalkgerüsts besorgen. Im Ruhezustand sind sie in den ältern Skeletteilen aller untersuchten Crinoiden von sehr charakteristischer Form. Bosshardt hat sie gesehen und beschrieben, ohne ihre Bedeutung zu erkennen. Auch glaubt er sie nur in der Nähe der Dorsalfasern bemerkt zu haben, während sie in der Tat allenthalben verbreitet sind, wo immer verkalktes Bindegewebe vorhanden ist, oder sich bildet. Es sind ovoide oder fast abgerundete Zellen mit meist elliptischem Kern, der, nach Bosshardt, »in unmittelbarer Nähe des Zellrandes, in den meisten Fällen am spitzen Pole der Zelle liegt«. — Im Regenerat konnte ich die Veränderungen, welche diese Zellen durchmachen, verfolgen; später fand ich alle Stadien auch in den verschiedensten Teilen des normalen Tieres bisweilen häufiger, bisweilen seltener auf. Fig. 26, 27 und 28 stammt vom jungen Regenerat, Fig. 29 ist von einem älteren; Fig. 30—33 sind aus Arm und Kelch des ausgebildeten Tieres.

Im regenerierenden Arm treffen wir an den Stellen, wo Skeletstücke angelegt werden, kugelige Mesenchymzellen, welche sich eifrig teilen. Dieselben besitzen einen großen Kern mit deutlichem Nucleolus (Fig. 26, Taf. I). Indem diese Zellen an Größe zunehmen, wird ihr Kern etwas kleiner und färbt sich so stark, daß keine Einzelheiten an ihm sichtbar sind. Zugleich zeigen sich im Zellplasma Körnchen von der Farbe des Kerns (Fig. 27). Diese Körnchen, die ich für Chromatin halten möchte, treten zu kleinern oder größern Häufchen zusammen. Unmittelbar an ihnen entsteht zunächst ein kleines Bläschen. Dieses kann als Einziges wachsen und einen großen Teil der Zelle beanspruchen; oder, was ungleich öfter der Fall ist, es bilden sich in derselben Zelle eine große Anzahl verschieden umfangreicher, stets aber kugelrunder Bläschen. Die Zelle nimmt bei dem Vorgang an Umfang zu, wird aber an Färbung

stets blasser und die Kontur ist weniger leicht festzustellen. Der Kern ist bei ältern Entwicklungsstadien nur in seltenen Fällen auffindbar, er hat eine unbestimmte Form angenommen, kann aber durch Safraninfärbung sichtbar gemacht werden, siehe Fig. 3, Taf. III. Bei starker Eisenhämatoxylinfärbung kommt er als blaßgraue Masse zum Vorschein. Überhaupt wird das genaue Studium dieser Zellen durch ihre schwache Plasmatinktion sehr erschwert und Details ließen sich nur mit Hilfe der Zeissschen Immersion erkennen.

In vielen Punkten zeigen diese Vorgänge Ähnlichkeiten mit denjenigen, welche neuerdings Schaxel 1910 an skeletbildenden Mesenchymzellen von *Strongylocentrotus lividus* beschrieben hat. Er hat an dem größeren Objekt ungleich deutlicher die Funktion von Kern und Chromatin erkennen können, ausführlich beschrieben und abgebildet (Taf. XXIII). Die Hauptverschiedenheit von unsern Objekten beruht darin, daß bei *Strongylocentrotus*, wie im allgemeinen bei der Skeletbildung der Echinodermen, soweit mir bekannt, zunächst im Innern der Zelle ein Körperchen erscheint, das Schaxel als ein organisches Substrat bezeichnet, an das die Kalksalze gebunden werden; dieses zeigt größer geworden, im Leben die Gestalt eines Tetraeders (Fig. 79). Im lebenden Zustande habe ich bei *Antedon* diese Zellen allerdings nicht untersuchen können. Ein weiterer Unterschied ist der, daß bei Schaxels Objekt im allgemeinen jede Zelle nur einen chromatischen Herd und Kalkkörper enthielt, was bei unsern Tieren nur den Beginn der Absonderungstätigkeit bezeichnet, während im ältern Stadium regelmäßig mehrere bis viele Herde und Bläschen vorhanden sind. In wenigen Ausnahmefällen nur gelang es Schaxel, Zellen mit mehreren Chromatincentren festzustellen, op. cit. S. 577 und Textfig. 7. Diese gleichen dann aber auffallend unsern Zellen, wenn sie weiter vorgeschritten sind. — Nach allem dem glaube ich mit einiger Berechtigung diesen Zellen den Aufbau des Kalkskelets zuschreiben zu dürfen. Ihr Vorkommen und ihre Verteilung beim Regenerat wie beim normalen Tier sprechen sehr dafür; ferner die Ähnlichkeit der intracellulären Vorgänge mit den von Schaxel geschilderten. Ich möchte annehmen, daß die Bläschen eine mehr oder weniger konzentrierte Kalklösung enthalten und daß der Kalk später extracellulär abgelagert wird. Auch bei den intracellulär abgelagerten Tetraedern erfolgt ja ein Lösungsprozeß, welcher der extracellulären Anlagerung des Kalkskelets vorangeht. — Die oben im gekammerten Organ erwähnten Gebilde zeigen manche Ähnlichkeit mit den größern Bläschen in den Zellen. Über eine eventuelle Lösung jener und Transport an andre Stellen hege ich

bislang nur Vermutungen. Sprechen wir den zuletzt geschilderten Zellen nicht die Funktion des Skeletbaus zu, so bleibt kaum ein andrer Ausweg, wie sie als eine besondere Form von Wander- oder Reservezellen unbestimmten Zweckes zu bezeichnen und an derartigen beweglichen Irrgästen ist sowieso in der Gewebekunde der Echinodermen kein Mangel. Als Drüsenzellen sind sie schon ihrer Lage wegen nicht zu deuten und auch die Färbung spricht hiergegen. — Bei den Holothurien und deren Larven bildet sich nach Woodland 1906 und 1908 bei Anlage der Kalkskeletteile zunächst ein vielkerniges Syncytium, innerhalb dessen der Anker usw. gebildet wird. Leider geben Figuren und Beschreibung keine Andeutung über die feinsten Veränderungen in Zellen und Kernen während des Abscheidungsprozesses, op. cit. Taf. 29 und 30. Auch stand mir kein genügend konserviertes Material andrer Echinodermen zur Verfügung, das mir einen Vergleich mit den obigen Zellformen gestattet hätte. Chun gab 1892 eine Schilderung der Skeletentwicklung mediterraner und canarischer Auricularien. Die Zellen, welche dort den Aufbau der Kalkkörper besorgen, zeigen fast die gleichen Erscheinungen, wie ich sie hier beschrieb. Chun sagt: »Ein vacuolenreiches Plasma zeichnet von vornherein die durchschnittlich 0,01 mm messenden skeletogenen Zellen aus. Sie wachsen rasch zur doppelten und dreifachen Größe heran, indem gleichzeitig die Zahl der Zellkerne zunimmt. Man trifft bei derselben Auricularie alle Zwischenformen der Zellen an, welche anfänglich noch rundliche Gestalt besitzen, später aber sich einseitig abplatten und napfförmige Gestalt annehmen«. — Bei den von mir aufgefundenen Zellen nimmt zwar die Zahl der Kerne nicht zu, es bilden sich aber, wie wir sehen, von dem einen Kern aus zahlreiche Chromatinherde. Vorläufig kann ich sie nur als Bindegewebszellen betrachten, welche besonders für das spätere Wachstum des Kalkskelets differenziert sind, und in einer Art Ruhezustand in ovoider Form überall im Kalkgewebe zerstreut lagern. In der Wachstumsregion älterer Skeletteile, vornehmlich in der Nähe des Dorsalnervenstranges, treten sie bei Bedarf aus ihrer Ruhe heraus; im Regenerat werden sie meist neu gebildet.

6. Die Sacculi.

Wenige Organe der Crinoiden haben eine so vielseitige Auffassung erfahren, wie die Sacculi der Gattung *Antedon*, welche, soweit bekannt, ferner bei *Promachocrinus*, *Eudiocrinus* u. a. vorkommen, der Gattung *Actinometra* jedoch gänzlich fehlen. Es sind eigenartige kugelige Gebilde, die in ihrem Innern eine Menge von mehr oder weniger regelmäßig

gelagerten Körnchen aufweisen, die scheinbar an Fäden aufgereiht sind. Zeitweise tritt eine Ruptur der Wandung des Sacculus nach außen ein und unter normalen Verhältnissen wird stets ein Bündel zusammenhängender Körnchen auf einmal nach außen abgestoßen. Die Ruptur und ihre spätere Heilung nimmt den Verlauf, wie ich das in einer früheren Mitteilung, 1906, bei der Ruptur der Pinnulaewandung gelegentlich Austritts der Eier von *Antedon* geschildert habe.

Diese Sacculi W. B. CARPENTERS betrachtete zunächst WYVILLE-THOMSON als kalkbereitende Drüsen; BURY hielt sie für Schleimdrüsen, LUDWIG 1877, S. 51 spricht sich für die Auffassung von PERRIER 1872 aus, es seien Exkretionsorgane, wofür bereits die Beobachtungen DUJARDINS und HEUSINGERS sprechen, nach denen eine reichliche, rötliche Flüssigkeit von den Sacculi ausgeschieden werden soll, und zwar vornehmlich zur Zeit der Eireife. Er stimmt auch mit PERRIER darin überein, daß er W. B. CARPENTERS 1876 geäußerte Meinung, die Sacculi seien Sinnesorgane, zurückweist. VOGT und YUNG 1888 betrachteten sie als Zooxanthellen, eine Vermutung, die bereits P. H. CARPENTER und später HAMANN 1905 als irrig nachwiesen. HAMANN selbst sagt, ihm machten die Sacculi den Eindruck von Sekretionsorganen. CUÉNOT endlich rechnet sie unter die Reserveorgane und verficht diese Ansicht auf Grund mikroskopischer und mikrochemischer Studien, 1891, S. 419. SEELIGER 1893 gibt eine genaue Übersicht der verschiedenen Meinungen; er selbst hält die Sacculi in der Larve für noch funktionslos und hält es nicht für ausgeschlossen, daß zur Zeit der Geschlechtsreife von ihnen beim Weibchen ein Sekret ausgeschieden wird, das die Eier nach ihrem Austritt an den Pinnulae festklebt. Als letzter äußerte sich CHADWICK, 1907, S. 15, ohne nähere Angabe von Gründen, kurz zu unsrer Frage, er sei geneigt, die Sacculi als Exkretionsorgane aufzufassen.

Wenn ich mich ebenfalls dieser Ansicht anschließe, so geschieht das weniger aus positiven, wie aus negativen Gesichtspunkten. Die Auffassungen W. B. CARPENTERS (Sinnesorgane), VOGTS und YUNGS (Zooxanthellen) und W. THOMSONS (calcareous glands) halte ich für genügend widerlegt, und gehe nicht näher darauf ein. Es bleiben noch zwei Hauptrichtungen übrig: CUÉNOT (organes de réserve) und DUJARDIN, PERRIER, LUDWIG, HAMANN, SEELIGER, CHADWICK (Sekretionsorgane bzw. Exkretionsorgane).

Gegen die CUÉNOTsche Ansicht sprechen mehrere Gründe. Zunächst würde, falls wir die Sacculi als Reserveorgane auffassen, die Ausstoßung des Sacculusinhaltes, der zu allen Zeiten — nach meinen Beobachtungen am lebenden Tier — beliebig entleert wird, eine unglaubliche Ver-

schwendung wertvollster Stoffe bedeuten, die zuerst sorgfältig bereitet werden. Die Entleerung geschieht nämlich seitens der Sacculi, welche in der Scheibendecke und in den Armen, zwischen den Tentakeln liegen, frei ins umgebende Medium; die Sacculi, welche in der Darmwandung und vor allem am After liegen, entleeren sich meist in den Darm hinein. Cuénot konnte nur einmal beobachten, daß eine Körnchenmasse zwischen den Darmzellen lag; ich habe das ungleich häufiger wahrgenommen. Die entleerten Stoffe sind natürlich für das Tier verloren. Man trifft die Kügelchen niemals in Auflösung, was der Fall sein müßte, wenn ihre Stoffe wieder Verwendung finden sollten. Cuénot hält ferner für zu seinen Gunsten sprechend das frühzeitige Auftreten der Sacculi bei der Larve. Er geht dabei von der irrigen Ansicht aus, sie bildeten sich erst, wenn das Tier von außen Nahrung zu sich nimmt, d. h. nach Öffnung von Vestibulum und Anus; ich habe jedoch, ebenso wie Semon 1893 die Sacculi zu diesem Zeitpunkt bereits ziemlich weit entwickelt gefunden.

Endlich habe ich die beiden von Cuénot selbst vorgeschlagenen Experimente ausgeführt: 1. Die lebenden *Antedon* in filtriertes Meerwasser übertragen, um zu sehen, ob dann der Sacculusinhalt verwandt wird. Leider gingen bei diesem Versuch, ich weiß nicht aus welchem Grunde, die Tiere nach spätestens $2^1/_2$ Tage ein; bis zu dieser Zeit waren die Sacculi unverändert geblieben. 2. Die Arme abzuschneiden, um zu konstatieren, ob die Sacculi der Glieder, welche der Amputationsstelle benachbart sind, bei der Regeneration sich leeren, also ihre Stoffe zum Neuaufbau abgeben. Letzteres ist nun niemals der Fall; stets zeigten alle Sacculi die gewohnte Form und den gewohnten Inhalt, ohne jede Veränderung. Sehr bald traten auch im jungen Regenerat, wie schon Perrier 1879 schildert, neue Sacculi auf, ohne daß an den alten des Stumpfes eine Besonderheit oder gar Auflösung und Entleerung wahrgenommen werden konnte.

Unter den Forschern, welche die Sacculi als Sekretionsorgane betrachten, nehmen nun Dujardin und Seeliger einen besondern Standpunkt ein. Ersterer beschreibt ein rötliches Sekret, das vornehmlich zur Zeit der Eireife von den Sacculi ausgestoßen werde, und letzterer glaubt, dasselbe diene zur Festheftung der Eier, stehe also im Dienste der von *Antedon rosaceus* bekannten Brutpflege.

Hiergegen läßt sich zunächst geltend machen, daß die Sacculi bei allen *Antedon*-Arten vorkommen, daß aber nur von dreien meines Wissens Brutpflege bekannt ist, nämlich von *Antedon rosaceus*, bei welchem die Eier neben ihrer Austrittsstelle an den Pinnulae festgeklebt wer-

den bis die freischwimmenden Wimperlarve entwickelt ist; sodann von *Hathrometra* = *Antedon prolixa* Sladen, bei welcher Art nach den schönen Untersuchungen MORTENSENS 1910 die Pentacrinulae in den verschiedensten Entwicklungsstadien auf den Ranken des Muttertieres festsitzen; drittens endlich kommt bei *Antedon hirsuta* eine ähnliche Brutpflege vor, jedoch werden die Eier bis zur Wimperlarve in einem Brutraum neben dem Ovar gehalten, ehe sie sich später auf den aufgerichteten Cirren festsetzen; ANDERSSON, 1904. Auch diese würden keiner Brutpflegedrüsen bedürfen. — Es müßten aber dem Vorkommen der Sacculi nach alle *Antedon*-Arten brutpflegend sein. Ferner kommen die Sacculi stets beiden Geschlechtern, Männchen wie Weibchen zu und sie wären bei ersteren unnütz, wenn sie der Brutpflege dienten. Sodann glaube ich nach meinen Beobachtungen sicher behaupten zu dürfen, daß ein schleimiges Sekret weder in den Sacculi vorkommt oder entwickelt wird, noch auch sich aus diesen nach außen entleert. Es treten vielmehr beim lebenden Tier ausschließlich Körnchen aus und zwar in normalen Fällen stets so, wie das bereits PERRIER 1872 auf Taf. II, Fig. 6 anschaulich dargestellt hat, d. h. die Körnchen zu verbundenen länglich traubenförmigen Haufen vereinigt. Präformierte Öffnungen habe ich ebensowenig wie PERRIER finden können. Bezüglich des Austretens sagt letzterer mit vollem Recht: »Les masses piriformes s'échappent en général toutes à la fois de la capsule, qui les contient et demeurent alors suspendues extérieurement en grappes auprès d' elle, à peu près comme cela est indiqué pour les œufs.« Nur anormalerweise werden in der Tat einzelne Körner entleert. Dieselben bleiben im Meerwasser längere Zeit unverändert. Daß kein Schleim produziert wird, erhellt auch aus den Schnittfärbungen, denn die typischen Schleimfarbmittel, Mucicarmin und Thionin versagen hier gänzlich. Endlich sei noch erwähnt, daß es mir, (Zool. Anz. 1908), gelungen ist, diejenigen Epitheldrüsen nachzuweisen, welche ausschließlich im Dienst der Brutpflege stehen, aber zu den Sacculi gar keine Beziehung haben. Dieselben liegen an den Austrittsstellen der Eier, sind nur beim Weibchen vorhanden und kommen nur zur Zeit der Eireife zur vollen Entwicklung. Ihren Inhalt kann man an der Peripherie des ausgetretenen Eis feststellen, sie selbst bilden nachher leere Schläuche, so daß ihre spezielle Bedeutung ohne weiteres klar ist.

Bestehen bliebe nun also nur mehr die Möglichkeit, daß wir die Sacculi als Exkretionsorgane schlechthin auffassen und dafür spricht in etwa ihre Entstehungsweise und die Art der Entleerung. Auch ihr frühes Auftreten in der Larve und im Regenerat scheint mir mehr

für eine rein exkretorische Funktion zu sprechen, wenn auch mit Seeliger zugegeben werden soll, daß sich bei vielen Tierformen schon frühzeitig Reservestoffe sammeln. Das einzige, was vielleicht gegen unsre Auffassung geltend gemacht werden könnte, ist ihr bei einzelnen Arten geradezu übermäßig häufiges Auftreten. So lag mir ein, wahrscheinlich noch unbeschriebener, *Antedon* (Beschreibung folgt an andrer Stelle) vor, bei dem auf Schnittserien die Sacculi bei weitem den größten Platz des Armes beanspruchten. Sie lagen, nur durch eine dünne Bindegewebsschicht getrennt, dicht aneinander und waren von bedeutender Größe, so daß alle andern Organe zurücktraten.

Trotzdem können wir wohl heute noch Ludwig beipflichten, der bereits 1877, S. 51 schrieb: — nachdem er die Wichtigkeit einer Untersuchung der Sacculi am lebenden Tiere betont hatte — »Soweit sich aber schon jetzt das Resultat derselben voraussehen läßt, wird die Perriersche Auffassung derselben als Exkretionsorgane sich als die richtige erweisen.«

Einige Unstimmigkeiten herrschen auch noch in bezug auf die Entstehung und das Wachstum des Inhaltes der Sacculi, also eben der Körnchenansammlungen, von denen im vorigen öfter die Rede war. Auf die Entwicklung hin habe ich sie an jungen Larven und an Regeneraten untersucht, fand auch, wie ich erwartete, beide in voller Übereinstimmung. Die Berichte von Seeliger, Perrier, Cuénot kann ich teils bestätigen, andernteils weiche ich von ihnen ab. Die ersten Sacculi treten in der Fünfzahl kurz vor dem Durchbruch des Vestibulums auf. Sie bilden sich, wie bereits Seeliger sah, dadurch, daß eine beschränkte Zahl von Mesenchymzellen zusammentritt. Meist ist ein solches Zellhäufchen kreisförmig und in demselben kommen anfangs vereinzelte Teilungen vor, während solche nach Seeliger noch viel später, nach der Einkapselung, vorkommen sollen, was ich niemals beobachtet habe. Die Form der ursprünglichen Zellen ist auf Fig. 4, Taf. III bei *k* dargestellt. Sie nehmen Farbstoffe leichter an wie ihre Umgebung und besitzen einen kugelrunden Kern mit deutlichem Kernkörperchen. — Der kleine Kreis, den sie bildeten, wird durch Wachstum der Zellen vergrößert, so daß im Innern ein Raum freibleibt. Durch das Wachstum ist der Sacculus der Peripherie nahe gerückt und bildet oft eine kleine Ausbuchtung, wie ich mit Seeliger konstatieren kann. Die Bildung eines besonderen Epithels habe ich auf diesem Stadium noch nicht wahrgenommen, während Seeliger ein solches aus einem peripheren Teil der Zellen entstehen sah. Mit der Vergrößerung des Kreises beginnen nun in den Zellen eigenartige Vorgänge sekretorischer Natur.

Der Kern wird undeutlicher und ein Kernkörnchen ist nicht mehr kenntlich. Zugleich treten feine Bläschen auf, welche auch Cuénot in Fig. 18, Taf. II, 1891 wiedergibt.

Sodann bemerkt man in der Folge ein kleines dunkles Pünktchen, dem nach und nach mehrere folgen. Zugleich haben sich die Zellen vergrößert und etwa zungenförmig gestreckt und zwar in der Weise, daß sie mit der breiten Basis aneinanderstoßen, während die schmaleren Enden in den Kreis hineinreichen. In diesen schmäleren, sich stets verlängernden Teil werden die größeren Körnchen abgeladen und wachsen weiter. Seeliger steht dagegen auf dem Standpunkt, daß jedes Körnchen einer Zelle gleichwertig und aus einer solchen entstanden sei; er glaubt sogar, bei Sublimatfixierung und Pikrocarminfärbung in den Körnern noch Kern und Chromatin gesehen zu haben. Ich habe bei genau der gleichen Anwendung nur Bilder gesehen, wie sie auf Taf. III dargestellt sind und bin mit Bury, Perrier u. a. der Meinung, daß die Körnchen homogen und nur Produkte von Zellen sind. — Ein späteres Stadium zeigt nun, daß allenthalben an der Peripherie einige Zellen des Kreises und zwar vornehmlich nach der Außenseite des Tieres gelegene, keine Körnchen produzieren, sondern schmäler und seitlich länger werden. Diese schließen sich zu einem dünnen weiten Ring um die größeren Zellen zusammen und kapseln sie dadurch in ihrer Gesamtheit ab. — Nach den meisten Beobachtern treten die Körnchen aus der Zelle heraus und ordnen sich um einen langen Ausläufer schmalbirnförmig oder traubig an. Ich habe im Gegenteil bei Anwendung stärkster Vergrößerung und absolut unverletzter Objekte immer gefunden, daß die Körner in der Zelle bleiben. Sie lösen sich nicht, wie es nach der Fig. 17, Taf. II von Cuénot 1891 und vielen andern erscheint, von der Zelle, welche sie produziert hat, los, sondern sie bleiben im reifen Zustande in dieser und werden mit ihr ausgestoßen. Die umgebende Membran ist allerdings überaus schwer sichtbar. In den Körnchen müssen bis zu ihrer Reife komplizierte chemische Prozesse spielen. Man kann das wohl ihrer Affinität zu verschiedenen Farben entnehmen. Färbt man z. B. mit Eisenhämatoxylin-Eosin, so nimmt im fast reifen Sacculus der größte Teil der Körner intensiv Eosin auf. Einige zeigen Neigung zu Eisenhämatoxylin und werden bräunlich, andre endlich ziehen nur letzteres an und erscheinen pechschwarz; diese sind die jüngsten. Fig. 7 gibt ein Bild in den natürlichen Farben. Wir sehen hier eine Zelle, welche im Begriff ist, den Spitzenfaden zu bilden, der später die obere Wölbung des Sacculus erreicht und dort haftet. Er ist spiralig gedreht und reißt durch Aufrollen vor dem Aus-

tritt die Zelle von ihrer Basis los. Zur Zeit der beginnenden Fadenbildung ist der Kern ziemlich groß, aber schwach tingierbar, dagegen tritt das Kernkörperchen wieder scharf hervor und in dem Plasma der Zelle lassen sich fadenförmige Stränge unterscheiden, Fig. 7 an der Zellbasis. Ich habe die verschiedensten Mittel beim toten wie beim lebenden Tier angewandt, um die Membran deutlicher sichtbar zu machen. Am besten gelang dies auf folgende Art: Es wurde in ziemlich stark erwärmter FLEMMINGscher oder HERRMANNscher Lösung ein Armstück fixiert, nachdem ich mich zuvor davon überzeugt hatte, daß bei dem Tiere reife Sacculi vorhanden waren. Das in Celloidin eingebettete Stück wurde in 10—15 μ dicke Schnitte zerlegt, welche mit Eisenhämatoxylin-Pikrinsäure-Wasserblau gefärbt wurden. Das Resultat der Behandlung ist auf Taf. III, Fig. 8 in natürlichen Farben ersichtlich. Die Körner, welche wie zusammengebacken aussehen, liegen deutlich innerhalb der Zellmembran, welche nach oben hin in einen fadenförmigen zusammengedrehten Zipfel ausläuft. Der tiefdunkel tingierte Kern, der ziemlich klein ist, liegt meist seitlich an der Basis des ganzen Komplexes. Tritt beim lebenden Tier eine solche Masse aus, so scheint nach meinen Beobachtungen die Membran zu reißen, der Inhalt wird frei, haftet jedoch zunächst noch zusammen. Durch diese Befunde bin ich von einer Ansicht abgekommen, die ich zuerst bezüglich der Sacculi hegte, indem ich sie für Verteidigungsorgane hielt. Dafür spricht aber weder das Erhaltenbleiben der Körner, noch auch die Wahrnehmung, daß bei stark gereizten und später fixierten Tieren die Sacculi den normalen Bau und Inhalt zeigten; sie hatten sich auf die Reizung hin nicht entleert.

Beim erwachsenen normalen *Antedon* schrumpft in den meisten Fällen nach Entlassung des Inhaltes die noch übrige Sacculuskapsel schnell zusammen und zwar anscheinend unter dem Druck des umgebenden Gewebes und gleichzeitiger Regeneration des zerrissenen Epithels. Der prall gefüllte Sacculus wirkt ohne Frage stark pressend auf seine Umgebung, eine Tatsache, die bereits HAMANN bezüglich des in seiner Nähe verlaufenden Nervenzuges hervorhob. Was aus dem Kapselepithel wird, konnte ich nicht verfolgen. An der Stelle des verschwundenen Sacculus, oder in unmittelbarer Nähe desselben aber beginnt bald eine Neuanlage, welche daran kenntlich ist, daß einzelne Mesenchymzellen deutlicher werden und die oben geschilderte Form zeigen. Auch ist weder hier noch beim Regenerat etwas von den häufigen Zellteilungen innerhalb der Kapsel zu bemerken, von denen SEELIGER spricht (vgl. seine Fig. 201, 202, Taf. XXII, 1893). Am

wenigsten haltbar scheint mir jedoch die Meinung, jedes Korn eines Sacculus stelle eine degenerierte bzw. umgestaltete Zelle dar. Nach meiner Ansicht handelt es sich nur um intracelluläre Sekretion, deren Resultat die Körner sind. Nach CHADWICK, der zuletzt eine Darstellung der Sacculi gibt, 1907, Fig. 40*a* und *b*, produzieren eine Reihe nebeneinanderliegender Mesenchymzellen einzelne Körnchen, die merkwürdigerweise zunächst sich inmitten des Sacculus und später wandständig in traubenförmigen Gebilden aneinanderlegen, während die ursprünglich produzierenden Zellen zur Kapsel werden. Demgegenüber kann ich nur an meiner Schilderung festhalten. Hinweisen möchte ich noch auf eines: Fast niemals haben die fertigen Körnchen eine drehrunde Gestalt, sondern sie erscheinen je nach Lage an zwei oder mehr Seiten abgeflacht und etwas kantig, während sie bei der Entstehung regulär kugelig sind. Diese Erscheinung läßt sich kaum auf etwas andres, wie auf einen mechanischen Druck zurückführen und ein solcher kann wohl eher innerhalb einer Zellmembran ausgeübt werden, als dann, wenn die Körner sich außerhalb aneinanderreihen oder gar einzeln liegen sollen. — Ob die blasigen Zellkomplexe, welche HAMANN zuerst 1889, S. 129 und Taf. XII, Fig. 17 von *Actinometra* beschrieb, bei dieser Ordnung die Sacculi von *Antedon* vertreten, darüber bin ich noch unschlüssig. Ihre entsprechende Lage in der Scheibendecke und in den Armen der von mir untersuchten Art scheinen darauf hinzudeuten. Auch hat es auf vielen Schnitten den Anschein, als öffneten sie sich ebenfalls durch Ruptur ihrer Wandung nach außen. Es bleibt abzuwarten, wie weit ihre Verbreitung bei weitern *Actinometra*-Arten geht und ob sich Entwicklungsstadien von ihnen finden lassen.

II. Histologisches Verhalten des Regenerats.

Trotz der Leichtigkeit, mit welcher Echinodermen im allgemeinen und *Antedon rosaceus* insbesondere zur Regeneration gebracht werden können, finden wir in der Literatur nur spärliche Angaben über die inneren Wachstumserscheinungen bei Neuanlage des Regenerats. Es mag das vor allem mit der Schwierigkeit der Schneidetechnik und mit der Kleinheit der Zellelemente zusammenhängen, welche einen Einblick in die Vorgänge erschweren und stellenweise unmöglich machen.

Die erste ausführlichere Arbeit, welche sich mit der Regeneration bei Crinoiden (*Antedon rosaceus* Linck = *Comatula rosacea*) befaßt, ist die bereits an andrer Stelle genannte von PERRIER 1872. Da sie jedoch in der Hauptsache sich auf Lupenbeobachtungen beschränkt, soweit solche an lebendem und fixiertem aufgehelltem Material vorgenommen

werden können, läßt sie viele Ergänzungen zu. Meines Wissens ist dies die einzige auf unser Objekt bezügliche Arbeit geblieben, während andre Echinodermengruppen, vornehmlich die Ophiuren, besser bekannt wurden und zwar durch SIMROTH 1877 und in neuerer Zeit durch DAVYDOFF 1901. Ersterer berichtete über die Schizogonie von *Ophiactis virens* und verbreitet sich dabei auch über innere Details des Regenerationsprozesses; letzterer betrachtete die Regeneration von zwei *Amphiura*-Arten hauptsächlich auf die Histogenese und auf ihre Beziehungen zur Embryonalentwicklung hin. Soweit sich im folgenden Verschiedenheiten von den in den genannten Werken beschriebenen Vorgängen ergeben, soll auf dieselben hingewiesen werden; ebenso werden wir oft auf SEELIGERS schöne Studien zur Entwicklungsgeschichte der Crinoiden 1893 zurückkommen. — Leider muß ich mich vorläufig damit begnügen, die Regeneration der Arme zu besprechen, da sich das von Neapel mitgebrachte Material an regenerierten Kelchen als nicht genügend zahlreich erwies, um die Verhältnisse zu klären.

1. Schließung der Wunde und Degeneration von Zellelementen.

In bezug auf den Wundverschluß läßt sich bei *Antedon* noch weniger ein Schema aufstellen, wie das nach DAVYDOFF bei *Amphiura* der Fall ist. Unmittelbar nach der Autotomie läßt sich feststellen, daß aus dem Wassergefäß, wie aus den Öffnungen des Coeloms etwas Flüssigkeit austritt, welche, soweit das zu erkennen möglich war, sehr wenige Zellelemente enthält. Ich habe überhaupt im allgemeinen das Lumen des Wassergefäßes wie des Coeloms von *Antedon* als äußerst arm an freien Zellen (Lymphzellen u. dgl.) gefunden. PERRIER nimmt an, es bilde sich aus der austretenden Flüssigkeit ein Coagulum, welches als homogene Masse die Wunde überziehe; ich habe niemals ein solches finden können. Bei *Amphiura* bildet sich nach DAVYDOFF über der Wundfläche eine ziemlich dicke, strukturlose Haut, unter welcher später eine Art von Regenerationshöhle liegt. Beide sind wie gesagt, bei *Antedon* nicht vorhanden. Dagegen degeneriert äußerst rasch das ventrale Epithel mit der darunter liegenden Cutis. Dieses legt sich über die Öffnung von Wassergefäß und Cölom an die dorsalen Armpartien an und bildet so den Wundverschluß. Anderseits trägt zu einem solchen in vielen Fällen der mächtige dorsale Nervenstamm bei, von dem aus sich auflösende Elemente die Wunde bedecken. Alle andern Armteile, Kalkgewebe, Syzygial- oder Muskelpartieen, innerhalb derer die Wundfläche liegt, bleiben ganz frei. Die nun erfolgende Degeneration ist bei den einzelnen Teilen durchaus verschieden. Je nach der Größe

der Wunde ist sie häufig beim Epithel am weitgehendsten. — Hatte ich Arme schräg abgeschnitten, so trat sie am bemerkbarsten hervor (Taf. II, Fig. 12). Zuerst wurden die höchst differenzierten Zellen deformiert, wie z. B. die Epithel-Drüsenzellen; es folgten nervöse Elemente, Stützzellen und andre, bis endlich eine Decke von scheinbar lockern Bröckchen, Körnchen und Fäden gebildet war, welche jedoch in sich zusammenhielt. Der Tentakelkanal des Wassergefäßsystems degenerierte überhaupt nicht merkbar, und in äußerst beschränktem Umfange der Dorsal- und die Ventralkanäle des Cöloms mit ihrem Epithel. Als tiefgehender erwies sich oft der Zerfall des dorsalen Nervenstranges, der aber anderseits am schnellsten wieder ausheilte. Letzteres bestätigt DAVYDOFF 1901, S. 210: »Das Wachsen des amputierten Nervenstammes beginnt sofort nach erfolgter Amputation.« — Aber auch das Wassergefäß setzt unmittelbar nach der Verletzung zu neuem Wachstum an. Ich kann mich, ebenso wenig wie DAVYDOFF, dafür aussprechen, daß, wie SIMROTH annahm, die austretende Lymphmasse die Teile zur Regeneration anreize; vorzüglich bei *Antedon* ist ihre Menge gar zu gering. Meiner Ansicht nach dürfte es, gemäß der prompten Wiederaufnahme des Wachstums seitens der wichtigsten Teile, der unmittelbare Wundreiz selbst sein, der zur Regeneration antreibt.

Der anfängliche Zerfall der Gewebe tritt, vorzüglich im Epithel, in den meisten Fällen ohne Dazwischenkunft von Phagocyten ein, die wir gleich näher kennen lernen werden. DAVYDOFF läßt es unentschieden, ob die Degeneration der Gewebe ausschließlich durch Phagocytose geschehe. Ich muß letzteres auf Grund meiner Präparate entschieden verneinen, obwohl ich die Tätigkeit der Freßzellen in keiner Weise unterschätze. Daß dieselben auch in ganz gesundes Gewebe eindringen, das in der Nähe der Wundstelle liegt, und dort Histolyse hervorrufen können, habe ich öfter bemerkt.

Zwei Arten von Zellen sind es nun, die bei Degeneration und Regeneration sich besonders beteiligen: zunächst Lymphzellen oder Phagocyten, wie sie bei allen Crinoiden und, soviel ich weiß, Echinodermen überhaupt (vgl. CUÉNOT, 1889), vorhanden sind. Von *Isocrinus* gibt Taf. V, Fig. 21*a* meiner Abhandlung 1905 eine solche Zelle wieder; von *Antedon* sehen wir Freßzellen in verschiedenen Stadien ihrer Tätigkeit auf Taf. III, Fig. 12*a*—*e* dieser Arbeit. Das Aussehen der normalen Zelle mit ihren Fortsätzen mannigfaltiger Art zeigt etwa Fig. 12*e*. Diese Zellen, die in nicht übergroßer Anzahl vorhanden sind, scheinen vor allem zerstörend und transponierend zu wirken. Sie konzentrieren sich an bestimmten degenerierenden Stellen oder in deren Nähe und

bauen ab. Mit pseudopodien-artigen Ausläufern wird das Objekt, sei es nun ein Stückchen Muskel oder Dorsalfaser, oder endlich Grundsubstanz, umschlossen und allmählich ins Innere aufgenommen, um verdaut zu werden. Die Tätigkeit dieser Phagocyten wird eifrig fortgesetzt, auch wenn die Regeneration bereits in vollem Gange ist. Die Abtragung des zerfallenden Gewebes, und der Transport des verarbeiteten zu andern Stellen geht verhältnismäßig langsam vor sich. Den Davydoffschen Versuch der Carminfütterung habe ich verschiedentlich wiederholt und gelang er mir stets bei dieser Zellform, während er bei der gleich zu erwähnenden versagte. Die eben genannten Figuren zeigen die Bewältigung von Muskelstückchen durch Phagocyten; Fig. 11, Taf. III zeigt dieselben Zellen, wie sie in größerer Zahl in eine angeschnittene Dorsalfasermasse einzudringen bestrebt sind, um dieselbe aufzulösen; nach unten zu ist der Degenerationsprozeß in vollem Gange. Der Schnitt, nach welchem die Figur wiedergegeben ist, stammt aus einem Armstück 48 Stunden nach der Amputation; ähnliche Bilder kann man noch nach 10—14 Tagen haben, vor allem bei der Muskulatur.



Textfig. *D*.
Wanderzellen. Homog. Imm. Winkel 1,8. Compens.-Oc. 4. Thionin-Eosin. Vergr. etwa 1100.

Die zweite in Betracht kommende Zellart ist jene, welche im ersten Teil dieser Arbeit unter dem Nervensystem genannt wurde. Es sind die Wanderzellen, welche in ungeheurer Zahl den Dorsalnerv und seine Äste begleiten. Sie treten bei jeder Verletzung unmittelbar in Aktion und ich halte sie für einen der wichtigsten Faktoren der Regeneration bei *Antedon*. Sobald die Autotomie künstlich oder normal eingetreten ist, beginnt eine große Wanderung dieser Zellen zur Wunde. Sie emanzipieren sich so zu sagen von den gewohnten Wegen der Nervenbahnen und strömen meist in lang-wurmförmig gestreckter Gestalt auf dem kürzesten Wege an die Wundstelle. Keine Zellform ist dann so eigenartig, wie diese mit dunklen Körnchen und Stäbchen gefüllte. Der Inhalt färbt sich intensiv mit Delafields Hämatoxylin, viel weniger mit Heidenhains; sehr kräftig wirkt auch Thionin, blaßt aber, wie immer, bald ab. Obenstehende Textfig. *D* ist nach einem Thioninpräparat gezeichnet. Die Menge der Körnchen schwankt sehr; einzelne Zellen sind stärker, andre schwächer beladen. Während sich Davydoffs rundliche Körnchenzellen von *Amphiura* ebenfalls an Carmin heranwagten und

dasselbe aufnahmen, vgl. seine Fig. 5, Taf. XVII, konnte ich mich niemals davon überzeugen, daß bei *Antedon* diese letztgenannten Wanderzellen das taten. Auch habe ich dieselben nicht beim Abbau von Gewebe beobachtet.

Soweit ich bisher sagen kann, scheint eine Arbeitsteilung beider Zellarten vorzuliegen, und zwar so, daß die echten erstbeschriebenen Phagocyten hauptsächlich altes Gewebe abtragen, während die Wanderzellen aus entfernteren Teilen des Tieres die Stoffe zum Neubau heranbringen. Auch der Hauptnerv wird ein gutes Teil seines schnellen Wachstums den ihn stetig umgebenden Nährzellen verdanken. Daß die Zellen am Dorsalstrang entlang ihre gewiesene Bahn haben und weitere Wege zurücklegen, sieht man daran, daß troß der seitlichen energischen Abwanderung vom Nerven ab, keine fühlbare Lücke im Belag desselben beim verletzten Arm auftritt.

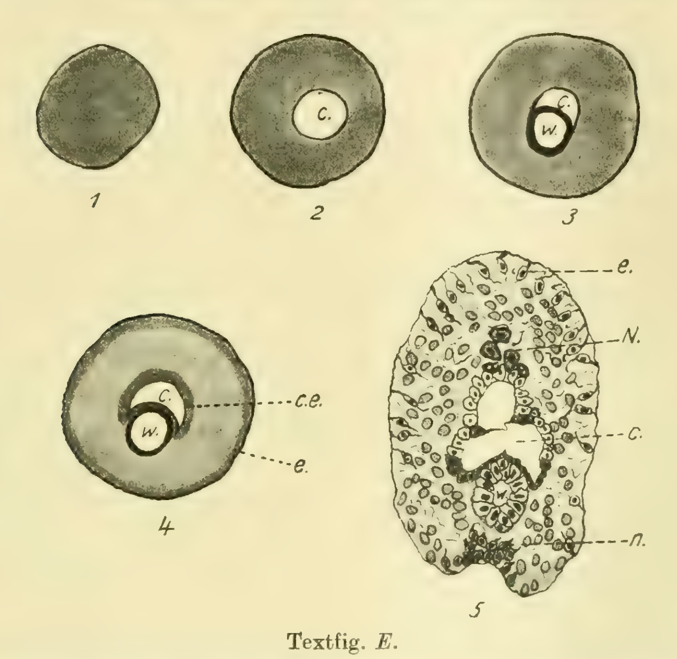
Fig. 7, Taf. II zeigt eine durch Autotomie verursachte Wunde an einer Syzygie; der Nerv ist hier verhältnismäßig tief degeneriert; das Objekt wurde 12 Stunden nach der Amputation fixiert. Wir sehen wie die Wanderzellen beiderseits vom Nerv ausschwärmen. In den Pünktchen an der Grenze des Degenerationsbezirks beginnt schon das Neuwachstum der Nervenfasern. Etwas anormale Verhältnisse zeigt Fig. 12, Taf. II. Sie entstammt einem Tier, dessen Arm ich durch einen Schrägschnitt mitten durch ein Kalkglied etwa halbierte. Der Stumpf war 48 Stunden sich selbst überlassen, ehe er fixiert wurde. Deutlich ist zu sehen, wie das degenerierte Epithel die Wunde des Wassergefäßes und im Verein mit vereinzelter zerfallener Muskulatur auch die der Cölomkanäle geschlossen hat. An den ersten unversehrten Drüsenzellen des Epithels ist deutlich die Grenze zu erkennen, bis zu welcher die Degeneration vordrang. Wir sehen ferner die Wanderzellen in Tätigkeit, vor allem aber ist das Vordringen des Nerven verwunderlich. Er hat nämlich in diesem Falle, wie wir auch noch bei manchen andern Fällen sehen werden, dem Wassergefäß so zu sagen den Rang streitig gemacht und dasselbe überholt. Während dieses noch gar keine Anzeichen beginnender Regeneration äußert, hat der Nerv einen großen Teil der Wunde überwuchert. Doch gehören derartige Erscheinungen mehr in die nun folgenden Abschnitte und sollen dort eingehender gewürdigt werden.

2. Wassergefäß- und Cölombildung.

Es ist bereits erwähnt worden, daß normalerweise das Wassergefäß nur unbedeutend degeneriert. Nachdem es kürzere oder längere Zeit

geschlossen verharrt hat, je nach Art der Verwundung, läßt sich die Bildung einer kleinen Kappe wahrnehmen, welche jedoch aus höchstens drei kompakten Zelllagen, oft nur aus einer besteht. Unterhalb dieser Kappe ist auf günstigen Schnitten gleich das freie Lumen bemerkbar, während PERRIER annahm, daß ein solider Strang vorgetrieben werde, in dem sich erst weiter unterhalb ein Lumen differenziere (Fig. 14 und 15, Pl. IV, 1872). Die Anlage des Regenerats geschieht lediglich durch Wucherung und zwar finden zahlreiche Mitosen statt. Weder hier, noch bei einem andern wuchernden Teil habe ich amitotische Teilung beobachten können. Auch die Mitosen sind bei der Kleinheit der Elemente nicht immer leicht auffindbar. Im allgemeinen hatte ich nach meinen zahlreichen Präparaten den Eindruck, daß die Teilung periodisch erfolge; sie geht nicht nur in den jüngsten Partien des Regenerats vor sich, sondern läßt sich oft auch weit unterhalb desselben, zuweilen in Form eines Gürtels beobachten. Kernteilungsfiguren im jungen Epithel des Wassergefäßes zeigt Fig. 2, Taf. II. Zugleich mit der Wucherung des Wassergefäßes beginnt das Wachstum des Ektoderms und des Mesenchyms. Beide Elemente sind in der jungen Knospe nicht zu unterscheiden und bestehen aus verschieden geformten rundlichen bis eckigen Zellen, welche zuweilen kleine Ausläufer zeigen. Ein Querschnitt, welcher etwas unterhalb des Knospengipfels durch ein sehr junges Regenerat gelegt wird, zeigt infolgedessen ein etwas andres Bild, wie ein gleicher Schnitt bei *Amphiura*. Vergleichen wir meine Fig. 15, Taf. II, welche einen Querschnitt durch ein sehr junges Regenerat von etwa 1 mm Länge darstellt, mit den Fig. 7—9, Taf. XVII der DAVYDOFFschen Arbeit. In letzteren sehen wir ein deutliches einschichtiges Epithel, welches einen Hohlraum umfaßt, in dessen Mitte das Wassergefäß freigelegen vordringt. Den Hohlraum bezeichnet DAVYDOFF als Regenerationshöhle. Etwas weiter nach unten (Fig. 8) zeigen sich vereinzelte Zellen in dem Hohlraum, welche DAVYDOFF lediglich als Phagocyten anspricht, die das Mesenchym bilden sollen. Diese vermehren sich und füllen den Raum der Regenerationshöhle, so daß wir nunmehr ein kompaktes Ganze mit dem kleinen inneren Lumen des Wassergefäßes haben, und von außen drei Schichten sondern können: Ektoderm — Mesoderm — Wassergefäß (Fig. 9). — Ein der DAVYDOFFschen Fig. 7 entsprechender Schnitt durch unser Objekt würde uns nur einen dicken Kranz untereinander nicht unterscheidbarer Zellen ohne jedes innere Lumen zeigen (Textfig. *E*, 1). Die äußere Zellschicht ist, abgesehen von ihrer peripheren Lage, durch nichts als Ektoderm kenntlich.

Ebenso wenig läßt sich in den folgenden Schnitten *E* 2 und 3 eine Scheidung der Elemente vornehmen. In *E* 2 stellt das innere Lumen *c* die Fortsetzung des Cöloms dar, dessen Endothel ebenso stark wuchert wie die übrigen Teile, ohne daß seine Zellen spezifisch charakterisiert wären, wie im normalen Arm. Innerhalb des Lumens bemerken wir nun bei *E* 3 das Wassergefäß *w*, das dem untern Teile des Cöloms anliegt. Seine Zellen heben sich durch regelmäßigere Form und reguläre große Kerne, welche leicht tingierbar sind, deutlich ab (vgl. Fig. 15,



Textfig. *E*.

1—5 Querschnitte durch junges Regenerat. *W*, Wassergefäß (Tentakelkanal); *c*, Cölom; *ce*, Cölom-Epithel; *e*, Epithel; *n* und *N*, Anlagen des ventralen und dorsalen Nervenstranges. Winkel, 5a, Ok. 4, 1—4 schemat.

Taf. II). In *E* 4 endlich hat sich das Cölom vom Wassergefäß getrennt und in dieser Höhe ist bereits eine stärkere Differenzierung der Zellelemente eingetreten. Vor allem ist das Cölothel als solches kenntlich; es besteht aus einer Schicht flacher gewordener Zellen, von welcher aus die Isolierung des Wassergefäßes durch Umstülpung und halbmondförmige Umwachsung vor sich geht. Auch die Ektodermschicht läßt sich nach und nach deutlich vom Mesoderm trennen, indem die periphere Zelllage etwa kubische Zellen besitzt, während die nach innen liegende Masse verschiedene Formen mit und ohne kurze Ausläufer zeigt, wie sie für das Mesenchym charakteristisch sind. Zwischen ihnen

trifft man vereinzelt deformierte Wanderzellen mit körnigem Inhalt aber keine eigentlichen Phagocyten oder Lymphzellen. — Nach meinen Befunden an *Antedon* besteht daher der Einwurf, den HAMANN 1901, S. 880 gegen DAVYDOFF erhebt, zu Recht. Es ist in der Tat nicht möglich, in der jüngsten Regenerationszone Ektoderm und Cutis zu sondern, da jegliche Grenze fehlt; infolgedessen läßt sich das Bindegewebe wohl kaum lediglich aus Phagocyten herleiten, welche die Regenerationshöhle durch Einwanderung füllen und so das Mesoderm bilden. Obwohl bei *Antedon* eine Regenerationshöhle nicht gebildet und dadurch vielleicht der Überblick erschwert wird, kann ich ziemlich sicher sagen, daß das Bindegewebe aus Elementen der ersten Ektoderm-Cutisanlage hervorgeht, welche durch die Wanderzellen verstärkt und im Wachstum unterstützt wird. Im Grunde genommen haben wir es bisher also nur mit einem regulären Neuwachstum aus alten Teilen zu tun.

Bei der weiteren Entwicklung des Regenerats tritt allmählich eine partielle Einschnürung der bisher einheitlichen etwa halbmondförmigen Cölomhöhle auf. Dieselbe wölbt sich dorsal auf und zerfällt zunächst in zwei Abschnitte, einen breiteren ventralen und einen mehr rundlichen dorsalen. Zuerst stehen beide Teile in offener Kommunikation miteinander, in Bälde aber treten an gegenüberliegenden Stellen des Cölomendothels einzelne Zellen schärfer hervor. Diese bilden bindegewebige Fortsätze und trennen die Teile des Cöloms deutlicher. Etwas später tritt eine gleiche Bindegewebsbildung von dem am Wassergefäß liegenden Teil des Cölomendothels her auf. Sie besteht zunächst ebenfalls nur aus einem fadendünnen Fortsatz einer Zelle. Durch diese letztere Trennung wird, wenn der Fortsatz den Querstrang erreicht, die ventrale Höhle in eine rechte und linke Hälfte zerlegt, wie das im normalen Arm der Fall ist. Durch Zellteilungen und durch Vordrängen weiterer Zellen auf den erstangelegten Fadensträngen wachsen diese, lassen aber durch breite Lücken stets die Verbindung zwischen nunmehr zwei ventralen und einem dorsalen Kanal offen. Textfig. *E* 5 gibt ein Bild der geschilderten Verhältnisse. Durch die dunkel angelegten Zellen sind die Neubildungsstätten am Cölomendothel angedeutet.

Die daumenförmigen Ausstülpungen des Tentakelkanals und der Cölomhöhle, welche sich zur Anlage der Pinnulae und der Tentakelgruppen bilden, hat PERRIER 1872 bereits beschrieben und abgebildet (Pl. IV), ebenso berichtet er über das erste Auftreten der Sacculi und der Tentakelpapillen. Ergänzend könnte ich höchstens hinzufügen, daß das erste Auftreten einer Tentakel- oder Pinnula-Ausbuchtung sich

aus Zellteilungen ersehen läßt, welche sich in einem bestimmten Distrikt des Tentakelkanals häufen.

3. Das dorsale und die ventralen Nervensysteme.

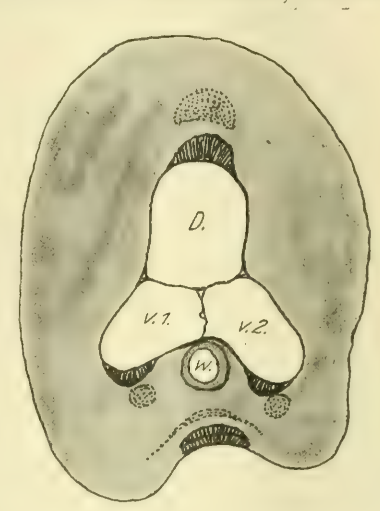
Es wurde oben bereits verschiedentlich darauf hingewiesen, welche Wichtigkeit dem Nervensystem in der Regeneration bei den Crinoiden zukommt. Häufig genug hat man bei Längsschnitten durch junge Regenerate den Eindruck, daß vor allem der dorsale Nervenstrang beim Wachstum eine große Rolle spielt und daß er ebenso prompt mit der Neubildung beginnt, wie der Tentakelkanal. In der Mehrzahl der Fälle ist seine Degeneration wohl dank der Wanderzellen eine überaus geringe und unmittelbar nach der Amputation beginnt das Wachstum von Nervenfasern aus dem Stumpf, ähnlich wie Davydoff von *Amphiura* schildert. Aber es bleibt nicht bei einer Wucherung des alten Nerven allein, sondern es kommt auch zu einer Neuanlage im Regenerat, ähnlich wie bei *Amphiura*. Vornehmlich sind es Ganglienzellen, deren Neuentstehung sich deutlich verfolgen läßt. Auf Stadien, welche etwa Fig. *D* 5 entsprechen, bemerkt man nämlich auf genügend dünnen Schnitten, daß auf dem Scheitelpunkt des Endothels des Dorsalkanals im Endothel Zellteilungen stattfinden, und daß Endothelzellen aus dem Verband sich lösen und zuweilen geradezu eine zweite Schicht bilden. Sie werden deutlich größer, rücken etwas vom Endothel ab und differenzieren sich allmählich zu typischen Ganglienzellen mit Ausläufern und bläschenförmigem Kern. Nicht sicher zu erkennen war, ob auch Nervenfasern von dem Cölothel aus neu gebildet werden; ich hatte hauptsächlich den Eindruck, daß die eigentliche Fasermasse in erster Linie durch Wucherung aus dem alten Stumpf hervorgehe, daß nur geringere Partien im Anschluß an die Ganglienzellen gebildet würden. Die Differenzierung solcher Ganglienzellen möge Fig. 3 auf Taf. II veranschaulichen. Die neue Fasermasse des Dorsalnervs wächst nicht immer in gerader Richtung aus dem alten Stumpf, sondern sie folgt dem Regenerat in seinen eventuellen Krümmungen stets so, daß die Fasermasse zunächst unmittelbar außen am Endothel des Dorsalkanals anliegt. Erst viel später wird sie durch von den Seiten kommendes Bindegewebe und zunehmende Kalkbildungen umfaßt, vom Dorsalkanal weiter abgedrängt und in die normale Lage gebracht. — Wenn die Bildung der ersten Dorsalganglienzellen aus dem Cölothel ihren Anfang nimmt, haben sich auch die Zellformen im Bindegewebe des Armes weiter differenziert. Wir sehen in *E* 5 deutlich die Epithelzellen mit ihren Stützfortsätzen von der Cutis geschieden. Zugleich beginnt vom Wassergefäß her die allmähliche

Ausstülpung der Tentakel, welcher eine Ausbuchtung des Bindegewebes und Epithels an der Ventralseite parallel läuft: die erste Anlage der Tentakelfurche. In dem zunächst nur einschichtigen Epithel der primitiven Tentakelfurche geht nun ein ähnlicher Prozeß vor sich, wie der eben am Endothel des Dorsalkanals geschilderte. Es bilden sich mehrere Zellschichten, innerhalb deren eine weitgehende Differenzierung stattfindet. Zuerst werden aber auch hier von der innersten Lage aus Ganglienzellen hervorgebracht, allerdings nur in verhältnismäßig spärlicher Anzahl. Es folgen einzelne Stützzellen und, allerdings sehr viel später, wenn die Tentakel vollständig ausgebildet sind, differenzieren sich Drüsenzellen aus dem Epithel, so daß gerade jene Elemente zuletzt regeneriert werden, welche beim Zerfall zuerst degenerierten. Auch die Bewimperung erscheint erst sehr spät. Die Entstehung der epithelialen Nervenfasermasse konnte ich selbst bei Anwendung stärkster Vergrößerung nicht genau verfolgen; doch glaube ich, daß sie in der Hauptsache ebenfalls auf Auswachsung des alten Nerven zurückzuführen ist; darauf deutet wenigstens die anfänglich zerstreute Lage der neuentstandenen Ganglienzellen hin, die ihrerseits in etwas an der Neuschöpfung von Fasern beteiligt sein mögen, wie das beim Dorsalstrang ebenfalls stattfindet.

Wir hätten nun noch des dritten Nervensystems Erwähnung zu tun, welches Hamann als das ventrale mesodermale bezeichnet. Seine Entstehungsweise im Regenerat festzustellen erwies sich als äußerst schwierig, da ich selten geeignete Längsschnitte zur Ergänzung der Querschnitte fand. Soweit ich erkennen konnte, läuft die Entwicklung der beiden rechts und links vom Wassergefäßsystem liegenden Stränge, der Differenzierung der Elemente nach, derjenigen des dorsalen Nervensystems parallel, während sie zeitlich etwas hinter letzterer zurückbleibt, was mir auf die größere Bedeutung des dorsalen Nerven hinzudeuten scheint. Soweit kenntlich, gestalten die Ventralkanäle neben dem Tentakelkanal Teile ihres Endothels ähnlich aus, wie wir das vom Dorsalkanal sahen; d. h. die Endothelzellen wuchern ins Bindegewebe hinein und aus der so entstandenen Verdickung werden Ganglienzellen differenziert. Wir haben demnach im etwas älteren Regenerat ein Bild, wie es im Schema nebenstehende Fig. *F* wiedergibt. Durch dunkle Strichelung sind die Stellen bezeichnet, aus denen sich Nervenelemente anlegen. Die Punktierung zeigt die spätere, endgültige Lage der Nervenstränge.

Vorliegende Befunde erweisen sich aus dem Grunde von besonderer Wichtigkeit, da meines Wissens über die embryonale Entwicklung des

dorsalen wie des ventralen mesodermalen Nervensystems keine Beobachtungen vorliegen. HAMANN spricht das auch 1906 S. 1530 aus: »Die Entstehung des oralen in der Bindesubstanz liegenden und die des aboralen Nervensystems ist noch unbekannt.« — Übereinstimmend mit der Embryonalentwicklung verhält sich im Regenerat der epitheliale Nervenzug. SEELIGER teilt mit, daß in der gestielten Larve nach Durchbruch des Vestibulums aus dem Ektodermepithel Zellen als Ganglienzellen zwischen die Nervenfasern treten, ein Vorgang, der im Regenerat sich wiederholt, wie wir sahen. In beiden Fällen liefert das Ektoderm den Baustoff. — Mit Sicherheit geht dagegen im Regenerat die Bildung des dorsalen Nervenstrangs vom Cölom-Endothel aus vor sich, und ich glaube mit Berechtigung schließen zu dürfen, daß sie beim Auftreten in der Larve auf dem gleichen Wege erfolgt. Auch LANG 1894 nahm bereits an, das apicale, d. h. dorsale Nervensystem der Crinoiden sei eine Bildung des Cölomenendothels und er begründet das durch die innigen Beziehungen, die noch beim erwachsenen Tiere zwischen dem Centralorgan unseres Systems im Kelch und dem gekammerten Organ, den Stiel- und Cirrenkanälen bestehen. — Endlich kann ich nicht umhin, auf Grund meiner Präparate die Vermutung auszusprechen, daß das dritte Nervensystem gleichfalls eine Bildung des Cölomendothels ist; daß wenigstens im Regenerat Elemente für dasselbe vom Endothel geliefert werden. LANG möchte dieses System allerdings von dem ektodermalen ventralen abgeleitet wissen: »Stellen wir uns das tiefliegende orale Nervensystem eines Ophiuroiden oder Asteroiden vom oberflächlichen losgelöst und weiter in die Tiefe gerückt vor, so wäre die Übereinstimmung mit dem dritten Nervensystem der Crinoiden eine beträchtliche.« Eine Sicherheit bezüglich dieser Anschauungen kann natürlich nur die Untersuchung der späteren Larvenentwicklung von *Antedon* geben, die noch aussteht. Vorläufig kann ich LANG nicht beipflichten, wenn er die Lage des fraglichen Nervensystems als subepithelial bezeichnet, stimme vielmehr HAMANN zu, der sie mesodermal nennt.



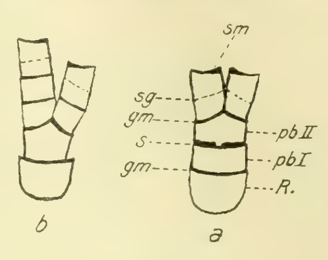
Textfig. *F*.
Querschnitt. Schema durch Regenerat. *D*, Dorsalkanal; *v*, Ventralkanäle, vgl. Text.

Der gemeinsame Ursprung des dorsalen und mesodermalen Systems dürfte auch darin eine Bestätigung finden, daß beide aufs engste durch starke Nervenzüge verknüpft sind, die bereits von früheren Forschern HAMANN u. a. gefunden wurden. Ich kann diese Verbindung in Kelch und Armen nur bestätigen. Dagegen habe ich einen Zusammenhang zwischen mesodermalem und epithelialem Nerv nirgendwo feststellen können, wenn ich auch zugeben muß, daß dieser negative Befund bei den schwierigen histologischen Verhältnissen von *Antedon* und *Isocrinus* nicht ausschlaggebend sein kann, da vereinzelte Nervenfäserchen, welche eine Verbindung herstellen könnten, mit Sicherheit selbst in einwandfreien Schnitten nicht zu verfolgen sind.

Einstweilen muß ich die Verbindung zwischen mesodermalem und dorsalem Nervensystem für die engere halten. Wenn LANG nicht mit Unrecht sagt: »Man hat Mühe zu glauben, daß im Echinodermenkörper drei vollständig voneinander unabhängige Nervensysteme existieren sollen«, so halte ich es für begründeter, die beiden ebengenannten Systeme als von einander abhängig zu betrachten, das epitheliale jedoch für sich alleine bestehen zu lassen. Die Verhältnisse bei den übrigen Ordnungen der Echinodermen kann man schon aus dem Grunde nicht heranziehen, weil, soviel mir bekannt, bis heute nicht feststeht, ob bei ihnen eine Verbindung zwischen dorsalem und tiefliegendem oralen System vorhanden ist; gefunden wurde sie bisher nicht, was LANG damals nicht für beweisend hielt. — Ganz kann ich mich des Eindrucks nicht erwehren, daß die besonders starke Entwicklung der Nervenelemente, besonders des dorsalen Systems, in ursächlichem Zusammenhang steht mit der ausgezeichneten Regenerationskraft der Crinoiden. Auf die Bedeutung des Centralorgans in dieser Beziehung wurde schon von MARSHALL 1884 u. a. hingewiesen und möchte ich nur eines ergänzend hervorheben. Wenn ich in Neapel ein Tier zur Autotomie brachte und dann mit einer feinen Insektennadel den Centralstrang in den distalsten Gliedern des übrig gebliebenen Stumpfes zerstörte, so trat in weitaus den meisten Fällen kurz nachher oder gleich weitere freiwillige Autotomie ein. Bei zwei Armen, an denen allein das Experiment gelang, verzögerte sich die Regeneration in außergewöhnlichem Maße, nämlich um etwa 10 Tage. Vorher fand auch kein nennenswertes Wachstum des Tentakelkanals statt, der als winziges Stümpfchen auf einem Stadium verharrte. Es muß wohl angenommen werden, daß es für den Arm notwendig war, zunächst den zerstörten Dorsalnerv zu regenerieren, ehe ein allgemeines Wachstum Platz greifen konnte. Ich halte es daher für übertrieben, wenn PERRIER das Haupt-

gewicht bei der Regeneration ausschließlich dem Tentakelkanal zuschreibt.

Das spätere Wachstum des Dorsalstranges im älteren Regenerat vollzieht sich normal und möchte ich nur auf die Bildung der PERRIERschen »masses ganglionnaires« hinweisen, die wir im ersten Teil in ausgebildetem Zustand kennen lernten. Aus Längsschnitten durch ältere Regenerate ergibt sich nämlich am einwandfreiesten deren nervöse Natur. Einen Teil von einem solchen Längsschnitt sehen wir in Fig. 10, Taf. II, und zwar im Stadium der Entwicklung der ersten Dorsalfasern. Die dunkel gezeichneten Elemente sind deren Bildungszellen. Der bereits sehr kräftige Dorsalstrang ist von Wanderzellen eingefaßt und zeigt in seinem Verlauf einige Ganglienzellen. An vier Stellen treten letztere aber in größerer Menge zusammen und bilden dadurch zwei Verdickungen des Stranges, welche zu den Enden der Dorsalfasern hinziehen. Die vier Punkte geben den Ausgang für die Nervenäste ab, welche, mit den Ganglienzellen verknüpft, die Fasermassen innervieren. Die Ganglienzellen sind zu Beginn länger gestreckt wie später, sie scheinen zahlreichere Ausläufer zu besitzen und der Zusammenhang dieser selbst mit den Nervenfasern ist mancherorts deutlicher zu sehen. Textfigur *H* auf Seite 57 gibt ein Bild aus einem jüngeren Regenerat wieder. Ein Zweifel über die starke Innervierung der Dorsalfasermassen kann nach dem Gesagten kaum mehr bestehen.



Textfig. *G*.
gehört zum Text Seite 57.

4. Der Genitalstrang.

Die stärkste Degeneration macht nach der Verwundung der Genitalstrang durch. Den Verlauf derselben im Arm konnte ich nur insofern feststellen, als kurz nach der Amputation und zwar in einem Zeitraum von 4—12 Stunden nachher eine erhebliche Schrumpfung des Stranges der Länge und Breite nach eingetreten war. Zu späterer Zeit habe ich durch ein ganzes Glied von der Amputationsstelle abwärts seine Anwesenheit überhaupt nicht mehr konstatieren können, er war also bis zu der Stelle degeneriert, von welcher der letzte Pinnulaast abgeht. Jedoch bezieht sich das Gesagte nur auf Exemplare, welche nicht geschlechtsreif waren; bei geschlechtsreifen Tieren war die Degeneration viel geringer. Das Neuwachstum verläuft jedoch bei beiden

übereinstimmend. Es vollzieht sich lediglich aus dem alten Teil heraus und verläuft anscheinend schnell, wenn es einmal eingesetzt hat. Zunächst bildet sich aus einer Zusammenlegung von Genitalkanal und Genitalschlauch eine Knospe, in welche der eigentliche Genitalstrang scheinbar hineinwuchert, indem sich aus Zellen des Genitalschlauches sehr bald Keimzellen differenzieren. Die Knospe dringt in das noch sehr lockere Bindegewebe ein, welches die Abteilungen des Cöloms im Arm scheidet. Daß ein Genitalkanal durch besondere Einfaltungen gebildet würde, habe ich niemals wahrgenommen. Aus Fig. 5, Taf. II läßt sich die Knospenbildung ersehen, die von häufigen Zellteilungen begleitet wird.

Nachdem der Strang in das Regenerat eingewachsen ist, findet schon recht früh eine weitgehende Differenzierung seiner Elemente statt, indem sich bereits zahlreiche Zellen zu Keimzellen umwandeln. Ich gebe in Fig. 4 und 6 auf Taf. II diese Zellen in verschiedenen Stufen der Entwicklung wieder und zwar handelt es sich um ein weibliches Tier. Jede Zelle ist mit langen protoplasmatischen Ausläufern versehen, wodurch sie sich bereits als Wanderzelle zu dokumentieren scheint. Außerdem mögen die Fortsätze zur Nahrungsaufnahme dienen. Der Kern ist groß, bläschenförmig und zeigt vielfach ein feines Chromatinnetzwerk. Ein Kernkörper ist stets vorhanden. Ich fasse diese Zellen als Oocyten in verschiedenen Bildungsphasen auf. So scheint mir in den älteren Stadien der Fig. 6 die Bildung von Dotter bzw. Dotterkernen zu erfolgen; ob wir die in Fig. 4 im Zellplasma liegenden einzelnen dunkeln Körner mehrerer Zellen ebenfalls als Dotterkern ansprechen sollen, scheint mir unsicher; es könnte sich auch um Sphärenbildung handeln, worauf einige Präparate hindeuten; leider ist das Objekt für eine sichere Entscheidung in diesem oder jenem Sinne wenig geeignet.

Zur Ergänzung möchte ich kurz noch folgende Punkte erwähnen. Die Anlage des Kalkskelets im Regenerat geschieht bereits in den frühesten Stadien und ist von Perrier 1872 zutreffend geschildert worden. Das Wachstum der anfänglich angelegten Spangen schreitet sehr schnell fort und wir treffen in den späteren Platten häufig jene Zellen, die ich im ersten Teile als vermutliche Kalkbildner ansprach. Ihre Lage ist in Fig. 14, Taf. II durch dunkle Pünktchen bezeichnet. Bei *Isocrinus* ist die Verkalkung eine schnellere und vollständigere wie bei *Antedon* und bei *Antedon* wiederum schien mir dieselbe bei den dem Freileben entnommenen Tieren, welche junge Regenerate zeigten, stärker, wie bei den von mir künstlich gehaltenen.

Endlich wäre noch eines Armteiles zu gedenken, dessen Natur zweifelhaft erscheint, nämlich des Schizocölraumes, der unmittelbar unter dem epithelialen Nerven, zwischen diesem und dem Wassergefäß liegt. Er besteht in der Tat nur in einer Lücke des Bindegewebes, welche sich am jungen Regenerat ziemlich früh unmittelbar am Epithel des Tentakelkanals bildet und mit dem Wachstum des Regenerats fortschreitet. LUDWIG hat 1877 diesen Raum als Blutgefäß gedeutet, während HAMANN und P. H. CARPENTER ihn als einfache Bindegewebsspalte bezeichnen. Ich selbst habe den Raum 1905 wiederum als Blutgefäß angesprochen. Er läßt sich in gutkonservierten Schnitten trotz seines geringen Durchmessers, 0,04—0,09 mm, in den Pinnulae wie im Arm regelmäßig feststellen; PERRIER leugnete seine Anwesenheit. Seiner Entstehung und Form nach kann ich ihn heute nicht mehr für ein ausgesprochenes Blutgefäß ansehen, da ihm ein gleichförmiges Endothel ganz abgeht. Von seiner Auskleidung mit abgeplatteten Zellen (HAMANN 1889 und 1905) habe ich mich nicht überzeugen können. Dagegen läßt der Inhalt der Lücke erkennen, daß derselben unstreitig die Funktion einer Blutlacune zukommt, da kein andrer Raum des Armes, das Wassergefäß einbegriffen, so zahlreiche Lymphzellen enthält, die von dem typischen Blutgerinnsel umgeben sind. Ich sehe daher heute den Raum für eine schizocöle Bildung an, welche die Rolle eines Blutgefäßes übernimmt.

5. Die Cirren.

Die partielle wie auch die öfter vorkommende totale Regeneration der Cirren verläuft in übereinstimmender Weise. Der Wundverschluß ist sehr viel schwächer wie bei den Armen, indem wenige Bindegewebselemente und Wanderzellen sich vor die Öffnung des Cirrenkanals legen. Bei partiellem Verlust wächst zuweilen die Wunde einfach zu, ohne daß ein Ersatz der fehlenden Teile erfolgt. Häufiger jedoch bildet sich im Verlauf einiger Tage zunächst eine kleine Knospe, welche anscheinend aus Ektoderm und Mesenchymelementen besteht, welche keine Unterscheidung zulassen. Erst später erscheint ein Epithel aus etwa kubischen Zellen. Mittlerweile hat das Endothel des Cirrenkanals und die außen anliegende Nervenhülle fast ohne vorhergehende Degeneration mit der Neubildung unter lebhafter Zellteilung und Wucherung begonnen und der Kanal senkt sich einem Handschuhfinger ähnlich unter sanfter Krümmung in die Knospe ein. Sogleich findet in dieser die Anlage neuer Skeletteile statt, indem sich zunächst ein feines Nädelchen bildet, das zu einem dünnen sich allmählich verstärkenden vielfach durch-

brochenen Plättchen wird. Beim Dickenwachstum des Regenerats scheint der Hauptantrieb wiederum vom Nerv auszugehen, an dessen Peripherie starke Zellbildung erfolgt. — Eigenartig ist das Verhalten des Bindegewebsstranges, welcher den Cirrenkanal durchquert und in zwei Hälften teilt. Während er im alten Cirrus als mehr oder weniger solider Strang auftritt, besteht er in der Neuanlage deutlich aus zwei Bändern, welche eine Art von Kanal bilden. Ob durch diesen eine Nährflüssigkeit zugeführt wird, kann ich nicht entscheiden, halte das aber für wahrscheinlich, um so mehr als er anscheinend offen endigt. Möglicherweise vertritt er ein Blutgefäß, da er ja mit dem Bindegewebe des Axialorgans zusammenhängt, das mit Sicherheit Blutgefäße enthält. Fig. 16, Taf. II soll ein Bild der hier geschilderten Verhältnisse geben.

Es zeigen also die Untersuchungen der Arm- wie der Cirrenregeneration bei *Antedon* und *Isocrinus*, daß in ähnlicher Weise, wie Davydoff es für *Amphiura* geschildert hat, fast alle Teile der Regenerate sich aus den entsprechenden Stammorganen des Tieres entwickeln. Eine erhebliche Abweichung zwischen Embryonalentwicklung und Regenerationsprozeß bezüglich der Keimblattabstammung einzelner Organe dürfte nicht vorhanden sein. Ob dasselbe Prinzip auch bei der Regeneration der Scheibe vorherrscht, entzieht sich leider vorläufig meiner Kenntnis, doch scheinen die Vorgänge dort komplizierterer Natur zu sein. Hoffentlich gelingt es auch hier mit der Zeit größere Klarheit zu erlangen.

III. Äußeres Wachstum des Regenerats und Einfluß verschiedener Faktoren.

Bathers großes Verdienst ist es, die Terminologie der Skeletstücke von Kelch und Arm sehr vereinfacht zu haben, und ich schließe mich im folgenden seinen Bezeichnungen an. Auf die »Radialia« des Kelches folgen distal die »Primibrachialia«, welche bis zum »Primaxillare« einschließlich gehen. Die weiteren Glieder »Secundibrachialia« reichen bis zum »Secundiaxillare« einschließlich; es folgen Tertibrachialia, Quartibrachialia usw.

In den Bezeichnungen für die Verbindungen zwischen den einzelnen Gliedern folge ich hier A. H. Clark 1908 d. Derselbe unterscheidet muskulöse, d. h. mit Ventralmuskulatur ausgestattete Gliedverbindungen von nicht muskulösen, d. h. solchen, welche durch die sogenannten Fasermassen allein bewirkt werden. Unter den Muskelverbindungen lassen sich zwei Arten sondern: schiefe, bei denen unter dem Einfluß auftretender Pinnulae das eine der paarweise vorhandenen Muskel-

bündel schwächer entwickelt ist wie das andre; und gerade, bei welchen die Bündel vollkommen gleich sind. — Die nicht muskulösen Verbindungen zerfallen in Synarthrieen und Syzygieen. Bei ersteren sind die Faserbündel in zwei kompakten Massen angeordnet, welche durch einen in dorsoventraler Richtung verlaufenden Wall geschieden werden; in letzteren ist die Gliedfläche entweder ziemlich eben oder sie wird in eine Reihe von Feldern geteilt, indem kleine Wälle von der Achse der Gliedoberfläche aus radiär zur Peripherie verlaufen (Clark, op. cit. Fig. 1, 2, 5, 7).

Ein Einwand ließe sich vielleicht gegen die Clarksche Anwendung des Wortes »Synarthrie« erheben. Minckert 1905, der diesen Ausdruck in die Terminologie der Crinoiden zuerst einführte, definiert nämlich die »Synarthrie« als »die bewegliche, meist unter Beteiligung von Muskelgewebe vermittelte Verbindung zweier Skeletstücke . . . .«, während Clark ihn später nur für eine Verbindung in Anspruch nimmt, welche niemals ventrales Muskelgewebe besitzt. Hieraus entspringt jedoch anderseits der Vorteil, daß kein neuer Ausdruck geschaffen werden mußte, der die herrschende Unstimmigkeit der Autoren in bezug auf die Bezeichnungen der Gliedverbindungen noch vermehrt hätte.

Ich möchte zunächst etwas näher auf das Äußere einiger Regenerate von *Isocrinus* eingehen, welche irgendwie Besonderheiten zeigten. Zu diesem Zweck wollen wir uns an erster Stelle mit der Folge der Glieder beim normalen Tier und ihrer Verbindungsweise vertraut machen, um später die Fragen beantworten zu können: 1. An welchen Stellen findet vornehmlich Autotomie statt? 2. Wird das Regenerat in normaler Weise ergänzt, oder zeigen sich Unregelmäßigkeiten im Auftreten von Syzygieen u. dgl. 3. Wie gestaltet sich eine Verletzung, welche innerhalb eines Gliedes stattgefunden und dieses partiell zerstört hat?

Bei *Isocrinus decorus* folgen auf die gut sichtbaren Basalia die Radialia. Diese hängen mit dem ersten Primibrachiale durch gerade Muskelverbindung zusammen. Das zweite Primibrachiale ist zugleich Primaxillare und mit dem ersten durch Synarthrie verbunden. Primaxillare und erstes Secundibrachiale verknüpfen sich durch gerade Muskelverbindung; es folgt zwischen erstem und zweitem Secundibrachiale eine Syzygie, sodann zwischen zweitem und drittem Secundibrachiale die erste schiefe Muskelverbindung. Weiter distal finden wir als Gliedverbindungen ausschließlich schiefe Muskelverbindungen und vereinzelte Syzygieen.

An dem mir vorliegenden *Isocrinus*-Material konnten einige 30 Regenerate mit Sicherheit festgestellt werden. Zwei derselben waren Doppelregenerate d. h. ein junges Regenerat war wieder beschädigt worden und hatte seinerseits neu regeneriert. Die übrigen verteilten sich auf folgende Durchbruchsstellen:

7 Bruchflächen auf den Radialia;

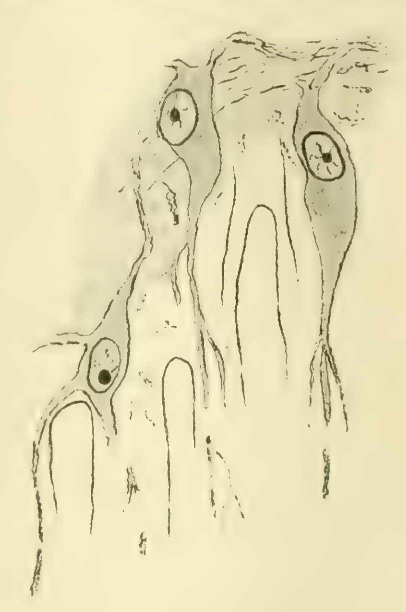
10 Bruchflächen auf dem ersten Primibrachiale;

17 Bruchflächen an mehr distalen Stellen zwischen Hypozygalien und Epizygalien;

2 Bruchflächen an schiefer Muskelverbindung.

Sämtliche Bruchflächen waren mit größeren oder kleineren Regeneraten besetzt. Nach MINCKERT befanden sich bei dessen Comatuliden-Material 75—90% der Durchbruchstellen in Syzygieen. Wir bemerken, daß auch bei *Isocrinus* weitaus der größte Teil der Regenerate von Stellen ausgeht, welche der ventralen Muskulatur entbehren; wie wir oben sahen, ist das erste Primibrachiale mit dem zweiten durch Synarthrie verbunden, welche der Syzygie sehr nahe steht. Nächst Syzygieen und Synarthrien treffen wir merkwürdigerweise als häufige Bruchstelle die distale Fläche der Radialia. Bricht ein Arm an dieser Stelle, so wird meist ein Stück der Scheibe mitgerissen. Die Kelchdecke regeneriert dann zuerst und zwar zeigen sich auf ihr vorläufig keine Ambulacralfurchen. Diese bilden sich erst später mit zunehmendem Wachstum des Armes. Ein interessantes Exemplar von *Isocrinus* bringt Fig. 1, Taf. IV zur Darstellung. Wir sehen zwei Radialia, auf denen sich kleine Regenerate erheben. Das eine derselben ist durchaus regulär und zeigt zwei Primibrachialia in Entwicklung, deren zweites ein Axillare ist; auf letzterem erheben sich bereits mehrere Secundibrachialia. Die Kelchdecke hat sich schon ergänzt. Das andere Radiale zeigt ein seltsam mißratenes Regenerat, dessen Bildung ich nicht erklären kann; auf der Bruchfläche sind mehrere unregelmäßig warzenförmige Erhebungen vorhanden, welche stark verkalkt sind. Möglicherweise sind dieselben auf eine äußere Wachstumstörung zurückzuführen und zeitigen später eine ähnliche Bildung, wie sie an dem alten Regenerat von Kelch Fig. 3, Taf. IV sichtbar ist. Hier besteht nämlich das Primibrachiale aus drei Stücken, von denen zwei ziemlich enge verwachsen sind. Dadurch ist die Form des Primaxillare ebenfalls stark beeinflußt, während die folgenden Glieder regelmäßig gebildet sind. Es hat jedoch an den linken Secundibrachialia eine Vermehrung der Syzygieen stattgefunden; an Stelle der zweiten Syzygie, von welcher bereits wieder ein jüngeres Regenerat ausgeht, das auf dem älteren

aufsitzt, befindet sich im normalen Tier meist eine schiefe Muskelverbindung. Auch bei dem Exemplar, das in Fig. 2, Taf. IV zur Darstellung kommt, hat eine erhebliche Vermehrung der Syzygieen bei der Regeneration stattgefunden. Es sind das aber seltene Ausnahmen, im allgemeinen entwickelt sich das Regenerat dem normalen Arm entsprechend. Interessant ist eine Verschiebung, welche Textfigur *G* auf Seite 51 zeigt. Bei *a* sehen wir das reguläre Verhalten; *gm* bezeichnet gerade Muskelverbindungen, *s* die Synarthrie zwischen erstem Primibrachiale und Primaxillare, *sg* bedeutet Syzygie und *sm* die erste schiefe Muskelverbindung. Neben diesem Radius befand sich der bei *b* gezeichnete, welcher auf dem Radiale regenerierte. Hier kommt zunächst *pb I*, das erste Primibrachiale in Wegfall; auf das Radiale folgt unmittelbar das Primaxillare. Das hat zur Folge, daß die Synarthrie ganz wegfällt und die Syzygieen verlegt werden; am rechten Arm steht die Syzygie noch relativ an richtiger Stelle, am linken Arm ist sie um ein Glied distal verschoben. Sämtliche Verbindungen bis zu den beiden Syzygieen sind gerade Muskelverbindungen. — Bei dem Kelch in Fig. 2, vielleicht auch bei dem in Fig. 3, Taf. IV haben wohl Verletzungen innerhalb der Kalkglieder stattgefunden und Mißwachs hervorgerufen. Der erste Radius von Kelch 2 hat das verletzte Radiale nicht ergänzt und sich etwas nach innen verschoben, so daß es zunächst zweifelhaft ist, ob man nicht drei Primibrachialia zählen soll; in der Tat sind nur zwei vorhanden. Bei dem linken Radius desselben Kelches hat offenbar eine Verletzung des ersten Primibrachiale stattgefunden. — Nach meinen Erfahrungen bei *Antedon* glaube ich jedoch annehmen zu dürfen, daß im allgemeinen alle derartige Mißbildungen sich im Verlaufe längerer Zeit ausgleichen, daß eine bleibende Anormalität nur selten erzielt wird. Ebenfalls ist eine Unregelmäßigkeit der Lage der Syzygieen im Regenerat von *Antedon* vielleicht noch seltener wie bei *Isocrinus;*



Textfig. *H*.
Entwicklung der »masses ganglionnaires« aus jungem Regenerat. Homog. Imm. 1,8, Comp.-Oc. 12. Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin.

ich konnte eine solche nur in wenigen Fällen feststellen. Die Ansicht MINCKERTS, die Syzygieen seien prädestinierte intravitale Durchbruchstellen, teile ich auf Grund der oben aufgestellten Tabelle wie auch auf Grund der Befunde am lebenden Objekt (*Antedon rosaceus*).

Im Anschluß an das eben Gesagte erhebt sich wohl die Frage, von welchen Stellen aus überhaupt eine Regeneration möglich ist. In der Hauptsache gibt uns hierüber PRZIBRAMS interessante experimentelle Arbeit 1901 Aufschluß (S. 335 und Taf. XIV), zu der ich nur einige kleine Ergänzungen aufführe. PRZIBRAM denkt sich die eigentliche Regenerationszone am Grunde der Armpaare gelegen, worauf auch meine Versuche hinzuweisen scheinen. — Er sagt unter anderm: »Schneidet man sämtliche Armpaare ab, so daß nur die Centralkapsel mit dem kleinen Tentakelkranz übrig bleibt, so geht dieselbe zugrunde ohne zu regenerieren.« Ich habe bei fünf Exemplaren die Arme bis auf die Radialia entfernt, ohne letztere zu verletzen. Die Scheibe wurde von den Tieren selbst abgeworfen. Nach 4 Monaten hatten zwei *Antedon*, unter günstigsten Bedingungen gehalten, je fünf Arme von 1,1—1,3 cm Länge regeneriert, die andern drei waren abgestorben. — Fanden bei der Amputation Verletzungen einzelner Radialia statt, so wurde nicht regeneriert. Verletzte ich das Centralorgan des Nervensystems in armlosen Exemplaren durch einen Stich mit einer äußerst feinen Insektennadel, so fand gleichfalls keine Regeneration statt. Dieselbe setzte aber trotzdem in zweien von drei Exemplaren ein, wenn außer den Radialia 4—5 Glieder eines Armes erhalten blieben; hier vollzog sie sich jedoch äußerst langsam. — Wurde bei Centralkapseln, deren sämtliche Arme entfernt waren, mit einer feinen Nadel der Dorsalstrang in den Radialia etwas verletzt, so trat niemals Regeneration ein; ebenso wenig, wenn außer den Radialia noch das erste Primibrachiale erhalten war. Die angeführten Versuche scheinen mir das Bestehen einer Regenerationszone am Grunde der Arme zu bestätigen und außerdem möchte ich aus ihnen den Schluß ziehen, daß eine gewisse Menge von Substanz des dorsalen Nervensystems bzw. der begleitenden Nähr- und Wanderzellen unverletzt vorhanden sein muß, um eine Regeneration in die Wege zu leiten.

Einzelne Arme habe ich ebenso wenig zur Regeneration bringen können wie PRZIBRAM, und Armpaare regenerierten ausschließlich dann, wenn sie durch ein Stückchen der Centralkapsel verbunden waren, das noch ein Bruchstück des Centralorgans enthielt. Der Versuch gelang nur mit im übrigen unverletzten Armen; er schlug mir fehl, wenn distale Glieder ebenfalls amputiert wurden.

Wenn PRZIBRAM den »kleinen Tentakelkranz« d. h. die Cirren ganz entfernte, so wurde derselbe (in der Zeit der übrigen Regenerationen) nicht regeneriert. — Ich habe diesen Versuch mit acht Exemplaren wiederholt; die Tiere wurden am 15. XII. operiert, am 17. I. traf ich bei einem Exemplar die ersten kaum sichtbaren Neuanlagen des äußeren Cirrenkreises. Am 20. II. zeigten drei Tiere größere Regenerate, während zwei weitere eben angesetzt hatten. Am 7. III. hatten vereinzelte Cirren, 5—7 pro Kelch, etwa ein Drittel der Normalgröße erlangt. Es folgt hieraus, daß eine Regeneration der Cirren möglich ist, aber nicht immer eintritt (die drei letzten Versuchstiere zeigten bei der Kontrolle vom 7. III. noch keine Spur eines Regenerats, waren aber im übrigen lebendfrisch). Ferner verläuft die Regeneration der Cirren im Vergleich zu derjenigen aller andern Körperteile äußerst langsam.

In elf Fällen nur lag mir eine partielle Regeneration eines Cirrus vor. MINCKERT fand eine solche einzig bei *Antedon carinata* Lamck. und gibt eine Abbildung davon 1905 (Taf. VII, Fig. 4). Bei der gleichen Art konstatierte P. H. CARPENTER den Ersatz von Cirrenteilen 1888, S. 203. *Antedon carinata* ist meines Wissens bisher die einzige Species geblieben, von welcher über partielle Cirrenregeneration berichtet wird. — In zwei von den erwähnten elf Fällen bei *Antedon rosaceus* war das Neuwachstum in Freiheit vor sich gegangen; einmal vom dritten, einmal vom siebenten Cirrale aus. Die übrigen neun Fälle waren von mir durch Amputation hervorgerufen. Im ganzen schnitt ich etwa 170 Cirren durch, davon den größeren Teil innerhalb von Gliedverbindungen. Von den stehengebliebenen Stümpfen wurde eine Anzahl am Grunde von den Tieren autotomiert. Unter dem Rest regenerierten acht Cirrenteile von der Gliedfläche aus, wie Fig. 5, Taf. IV zeigt, nur ein einziges Regenerat wurde auf der Schnittfläche durch die Mitte eines Cirrale angelegt. Fig. 6, Taf. IV gibt ein Bild dieses Regenerats $2^1/_2$ Monate nach der Amputation.

Immerhin können wir sagen, daß bei den Cirren eine partielle Regeneration sehr viel seltener und zögernder eintritt wie eine totale und ich glaube, daß MINCKERT mit Recht den Grund für diese Tatsache darin vermutet, daß die Cirren intravital leichter ganz wie teilweise abbrechen können oder abgeworfen werden.

Schneidet man einen Arm in der Mitte eines Gliedes schief oder ganz winkelig durch, so tritt, wie wir bereits im zweiten Teil vorliegender Arbeit sahen, die Regeneration fast ebenso rasch ein, wie beim Durchbruch einer Syzygie. Jedoch kommen bei der Knospenbildung

zuweilen Unregelmäßigkeiten vor, welche ich auf ein besonders starkes Wuchern des schief angeschnittenen Dorsalnervs im Verein mit einem Druck, der von den Skeletresten ausgeübt wird, zurückführe.

Textfig. *J* zeigt eine solche unregelmäßige Knospe, welche im Längsschnitt den Eindruck erweckt, daß hier zwei Centren für die Regeneration vorhanden sind, das eine, hervorgerufen durch Nerven-,



Textfig. *J*.
Erklärung im Text.

das andre durch Wassergefäßwachstum. Das Wassergefäß *w* dürfte zuerst, wie im allgemeinen, die Richtung nach oben genommen haben, was die oberste Ausbuchtung des Cöloms *c* anzudeuten scheint; in der Folge ist es wohl unter dem Druck des Nervenwachstums seitlich ausgewichen. In derartigen Fällen findet bei *Antedon* eine Verlagerung in die ursprüngliche Richtung erst sehr spät statt.

Aus allen meinen Versuchen, welche auf Regeneration der Arme bezug hatten, ergab sich mit Sicherheit, daß es für das Wachstum im allgemeinen gleichgültig ist, ob die Wundfläche von einer Syzygie, einer Synarthrie, von einer geraden oder schiefen Muskelverbindung oder endlich von irgend einer Stelle inmitten eines Gliedes gebildet wird. Jede Wunde des Arms hat ziemlich gleiche Regenerationsqualitäten, jede Armregion ist regenerationsfähig. Daraus folgt, daß den Syzygieen und Synarthrieen, abgesehen von der geraden Bruchfläche, keine Besonderheiten als speciellen Regenerationsbasen zukommen, daß sie für die Neuanlage nicht etwa vorzüglich prädestiniert erscheinen, was

man vielleicht annehmen könnte, da wir sie früher als vorgebildet für die Autotomie kennen lernten.

Was nun die Wachstumsschnelligkeit des Regenerats anbetrifft, so kann ich die Angaben früherer Autoren, besonders von ZELENYS 1905 u. a. bestätigen. Je unwichtiger die amputierten Teile sind, desto langsamer werden sie im allgemeinen ersetzt; je mehr Teile der Arme entfernt werden, um so rascher und kräftiger setzt die Regeneration ein. Ein Regenerat mit dem ersten Primibrachiale als Basis wächst, soweit eine Schätzung möglich war, etwas über doppelt so rasch, wie eines, welches aus einem der distalsten Armglieder hervorgeht. — Schneidet man ferner an zwei Tieren gleicher Stärke in derselben Höhe, etwa zwischen 9. und 10. Secundibrachiale, Arme ab, und zwar bei einem Exemplar alle ohne Ausnahme, bei dem andern nur einen oder zwei, so würden im allgemeinen die Regenerate des aller Arme beraubten Tieres 0,7—0,8 mm Länge erreicht haben, wenn diejenigen des vollständigeren Exemplars höchstens 0,4—0,5 mm messen.

Eine Erschöpfung der Regenerationskraft der Arme von *Antedon* habe ich während meines über 5 Monate währenden Aufenthalts in Neapel nicht feststellen können. Bei drei kräftigen Tieren brach ich einzelne Arme zwischen 3. und 4. Secundibrachiale in der dort befindlichen Syzygie ab. Die Regenerate wurden etwa alle 8—10 Tage entfernt, wuchsen aber stets von neuem in fast gleicher Ausbildung und Schnelligkeit nach. In zwei Fällen wurde das Experiment zwölfmal, in einem Falle sogar vierzehnmal wiederholt. Fig. 4, Taf. IV gibt das 14. Regenerat wieder, das nur geringe Abweichungen von der gewöhnlichen Ausbildung zeigt. Ebenso gelingt es unschwer, auf Regeneraten solche zweiter, dritter und selbst vierter Ordnung hervorzurufen, indem man die älteren an beliebiger Stelle durchbricht. Auf diese Erscheinung weist bereits MINCKERT mit den Worten hin: »daß ein noch im Wachstum begriffenes Regenerat, wenn es von neuem an einer Stelle durchbricht, schon der Regeneration fähig ist, geht aus einigen meiner Beobachtungen an *Antedon*-Species hervor.«

Äußerst gering dürfte der Einfluß sein, welchen die Nahrungsaufnahme auf die Regeneration von *Antedon* ausübt. Zunächst läßt sich das aus der leichten Preisgabe der Scheibe schließen, sowie daraus, daß eine lebhafte Armregeneration auch dann stattfindet, wenn die Weichteile des Kelches entfernt wurden. In der Schnelligkeit der Regeneratausbildung eines unverletzten und eines der Scheibe beraubten Tieres ließ sich kaum ein Unterschied wahrnehmen. Ferner sieht man selten bei Exemplaren, welche im Begriff sind, größere Armteile zu

regenerieren, die Scheibe hochgewölbt, was stets der Fall ist, wenn das Tier reichlich Nahrungsmengen im Darm besitzt. Endlich stellt sich auch bei Schnittserien durch intensiv regenerierende Tiere heraus, daß der Verdauungstractus fast immer leer ist. Ein Unterschied zwischen *Antedon*, welche in nahrungsreichen und solchen, welche in nahrungsarmen Behältern regenerierten, trat nicht zutage. Es wurde oben bereits darauf hingewiesen, daß wir wohl die Wanderzellen als Reservestoffträger ansehen können, während den Sacculi absolut keine Rolle bei der Regeneration zusteht.

Es erübrigt noch, in einigen Worten auf das Verhältnis zur Fortpflanzung einzugehen. Ich suchte diesem dadurch näher zu kommen, daß ich Tiere in vollster Entwicklung der Geschlechtsprodukte neben solchen regenerieren ließ, welche bereits Eier und Samen nach außen entleert hatten. Zu meiner Verwunderung trat auch hier kein Unterschied zutage. Ich hatte anfänglich angenommen, die Reifung der Eier werde mindestens verzögert werden, und die Regeneration werde auf *Antedon* etwa so wirken, wie der Hunger auf Planarien, oder, nach Heidkamps Untersuchungen 1909, auf weibliche Tritonen einwirkt, nämlich in der Art, daß weiterentwickelte Eier bzw. deren Dottersubstanzen als Reservestoffe benutzt werden. Diese Annahme erwies sich als durchaus irrig. Wohl kann es vorkommen, daß die Ergänzung unwesentlicher Teile, einzelner Pinnulae, oder der äußersten Armspitzen durch die nahende Geschlechtsreife eine geringe Verzögerung erfährt. Schneidet man aber einem Tier mehrere Wochen vor der Geschlechtsreife erheblichere Armteile ab, so werden diese regeneriert, während die Entwicklung von Eier und Samen im verletzten wie im unverletzten Arm gleichmäßig fortschreitet. Es kommen normalerweise die stehengebliebenen Pinnulae des angeschnittenen Armes zu gleicher Zeit zur Eiablage, wie die Pinnulae der nicht verletzten Arme. Es ist bei den Schlußfolgerungen zwar deshalb einige Vorsicht von nöten, weil sich die Reifeperiode von *Antedon* sehr lange hinziehen kann. Trotzdem glaube ich aussprechen zu dürfen, daß die Entwicklung der Geschlechtsprodukte durch das Entstehen eines Regenerats in keiner Weise gestört oder verhindert wird. Der Stoff zum Aufbau des Regenerats wird nicht etwa indirekt auf dem Keimmaterial bestritten, das sich vielmehr stetig weiterentwickelt. Andererseits geht auch in den meisten Fällen die Regeneration trotz beginnender Fortpflanzungsperiode ruhig im normalen Verlauf weiter. Fig. 7 auf Taf. IV zeigt einen geschlechtsreifen Arm, an dem die Eier bereits ausgetreten sind und zugleich ein

Regenerat von etwa 4 Wochen, das sich während der Reifung der Eier gebildet hat. Fig. 13 auf Taf. III stellt einen Schnitt durch eine reife männliche Pinnula dar, welche im Begriff ist, die Poren für Entleerung der Samenkörper zu bilden. Wir sehen, daß die Pinnula selbst trotzdem in Regeneration der Spitze begriffen ist. Auch in dem weiblichen Exemplar (Taf. IV) hat die linke obere Pinnula ebenfalls ihre distalen Glieder regeneriert.

Bezüglich der Färbung des jungen Regenerats läßt sich mit Sicherheit nichts bestimmen. Minckert gibt an, er habe bei dem Alkoholmaterial seiner Comatuliden durchweg an der bleichen Farbe erkennen können, von wo aus eine Regeneration eingesetzt habe. Perrier 1873 sagt, seine jungen Regenerate von *Antedon* seien stets, auch an gelben oder roten Tieren, weiß gewesen. — Bei *Isocrinus* ist zwischen jungem oder älterem Regenerat und ursprünglichen Armteilen bei meinem konservierten Material nicht der mindeste Farbunterschied vorhanden, und bei *Antedon* habe ich neben weißen Regeneraten auf bunten Tieren ebenso oft rote junge Regenerate auf gelben, braunen oder weißlichen Exemplaren gefunden, wie umgekehrt. Es scheint also die Pigmentierung äußerst verschieden zu verlaufen, ohne daß einstweilen ein Grund hierfür genannt werden könnte.

Ich hoffe, im vorhergehenden zur Klärung einiger vielerörterter Streitfragen einen Beitrag geliefert und zugleich gezeigt zu haben, daß sowohl die Histologie, wie auch die Wachstumsvorgänge der Crinoiden, besonders bei der Regeneration, mancherlei allgemein Interessantes bieten. — Aber gar viele Fragen von weitgehender Bedeutung, vornehmlich in bezug auf die Funktion und die Zusammenhänge der im Kelch gelegenen Organe, harren ferner der Beantwortung. Ein reicheres Material regenerierender Scheiben von *Antedon*, als mir leider zur Zeit zur Verfügung steht, könnte vielleicht das Rätsel des Axialorgans lösen, oder wenigstens feststellen, ob dieser vielnamige Zellkomplex in so engem Zusammenhang mit den Geschlechtsorganen steht, wie manche Forscher, vornehmlich Perrier, annehmen. Eine erneute histologische Untersuchung des späteren Entwicklungsganges von der *Pentacrinula*-Larve an aufwärts würde sicherlich manche Vorgänge der Regeneration in klarem Lichte erscheinen lassen, und wichtige Vergleiche mit andern Echinodermenordnungen ermöglichen, die seit langem erwünscht sind.

Bonn, im September 1911.

Literaturverzeichnis.

ANDERSSON 1904. Zur Brutpflege von Antedon hirsuta. Zoolog. Anzeiger. Bd. XXVII.

E. BALLOWITZ. Über den feineren Bau der Muskelsubstanzen. SCHULTZES Archiv. Bd. XXXIX.

F. A. BATHER. 1892. Suggested Terms in Crinoid Morphology. Ann. Mag. Nat. Hist. Ser. 6. Vol. IX.

— 1896. The term »Syzygy« in the description of Crinoids. Zool. Anz. Bd. XIX.

H. BOSSHARDT. 1900. Zur Kenntnis der Verbindungsweise der Skeletstücke der Arme und Ranken von Antedon rosacea. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. XXXIV.

BURY. 1889. The early stages in the development of Antedon rosacea. Phil. Trans. Vol. CLXXIX B.

P. H. CARPENTER. 1884. Report upon the Crinoidea collected during the voyage of H. M. S. Challenger during the years 1873—76. Part I. — The stalked Crinoids Chall. Rep. Zool. Vol. XI.

— 1888. desselben Part II. — The Comatulae. Chall. Rep. Zool. Vol. XXVI.

W. B. CARPENTER. 1876. On the structure, Physiology and Development of Antedon rosaceus. Proc. Roy. Soc. London. Vol. XXIV. p. 211—231 and p. 451—455.

H. C. CHADWICK. 1907. L. M. B. C. Memoirs on typical british Marine Plants and Animals. XV. Antedon.

C. CHUN. 1892. Die Bildung der Skeletteile bei Echinodermen. Zoolog. Anz. Bd. XV.

AUSTIN H. CLARK. 1908a. Infrabasals in Recent Genera of the Crinoid family Pentacrinitidae. Proc. Un. St. Nat. Mus. Vol. XXXIII.

— 1908b. The nomenclature of the recent Crinoids. ibid. Vol. XXXIV.

— 1908c. The axial Canals of recent Pentacrinitidae. ibid. Vol. XXXV.

— 1908d. The Homologies of the arm-joints and arm-Divisions in the recent Crinoids etc. ibid. Vol. XXXV.

— 1909. The non-muskular Articulations of Crinoids. American Naturalist. Vol. XLIII.

— 1910. The origin of the Crinoidal muscular Articulations. American Journ. of Science. Vol. XXIX.

L. CUÉNOT. 1891a. Etudes sur le sang et les glandes lymphatiques (Invertébrés). Arch. Zool. exp. 2me série. T. IX.

— 1891b. Etudes morphologiques sur les Echinodermes. ibid. T. IX.

C. DAVYDOFF. 1901. Beiträge zur Kenntnis der Regenerationserscheinungen bei den Ophiuren. Diese Zeitschr. Bd. LXIX.

DELAGE et HÉROUARD. 1903. Traité de Zoologie Concrète. III. Echinodermes. Paris.

DENDY. 1886. On the regeneration of the visceral mass in Antedon rosaceus. Stud. Biol. Lab. Owens College. Vol. I.

DUJARDIN. 1835. Recherches sur la Comatule de la Méditerranée. L'Institut, journ. gén. d. Soc. et Trav. Sc. T. III. Paris.

ENGELMANN. 1881. Über den faserigen Bau der kontraktilen Substanzen mit besonderer Berücksichtigung der glatten u. doppeltschräggestreiften Muskelfasern. PFLÜGERS Archiv. Bd. XXV.

O. HAMANN. 1887. Die wandernden Urkeimzellen und ihre Reifungsstätten bei den Echinodermen. Diese Zeitschr. Bd. XLVI.

— 1889. Anatomie und Histologie der Ophiuren und Crinoiden. Jen. Zeitschr. f. Natur. Bd. XXIII.

— 1901. BRONNS Klassen und Ordnungen. II. Band. III. Buch: Die Schlangensterne.

— 1904—1907. BRONNS Klassen. II. Band. V. Buch: Seelilien.

C. F. JICKELI. 1884. Vorläufige Mitteilungen über den Bau der Echinodermen. Zoolog. Anz. Bd. VII.

H. D. KING. 1898. Regeneration in Asterias vulgaris. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. VII.

— 1900. Further studies on Regeneration in Asterias vulg. ibid. Bd. IX.

PH. KNOLL. 1892. Zur Lehre von den doppelt schräggestreiften Muskelfasern. Wiener Sitzungsber. math.-naturw. Klasse. Bd. CI.

E. KORSCHELT, 1907. Regeneration und Transplantation. Jena. Fischer.

KORSCHELT und HEIDER. 1902. Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Allgemeiner Teil. Jena, Fischer.

A. LANG. 1894. Lehrbuch der vergleich. Anatomie. 4. Teil. Echinodermata.

H. LUDWIG. 1877. Beiträge zur Anatomie der Crinoideen. Diese Zeitschr. Bd. XXVIII.

FR. MARCEAU. 1904. Recherches expér. et théoretiques sur le mécanisme de la contraction des fibres musculaires dites à double striation oblique etc. Bulletin de la Soc. d'Hist. nat. du Doubs.

MARSHALL. 1884. On the nervous System of Antedon rosaceus. Quart. Journ. Micr. Science.

W. MINCKERT. 1905. Über Regeneration bei Comatuliden nebst Ausführungen über die Auffassung und Bedeutung der Syzygieen. Arch. f. Naturg. 71. Jahrg.

MORTENSEN. 1910. Report on the Echinoderms collected by the Danmark Expedition at North-East-Greenland. Bd. V. Nr. 4.

J. MÜLLER. 1843. Über den Bau des Pentacrinus caput Medusae. Abh. d. K. pr. Ak. d. Wiss. aus dem Jahre 1841.

— 1854. Über den Bau der Echinodermen. K. Akad. d. Wiss. Bd. XLV. Berlin.

E. PERRIER. 1872. Recherches sur l'anatomie et la regénération des bras de la Comatula rosacea. Arch. Zool. expér. et gén. T. II.

— 1886. Mémoire sur l'organisation et le développement de la Comatule de la Méditerranée. Nouv. Arch. Mus. d'Hist. nat. Sér. 2. T. IX.

— 1890. Ibid. Suite et fin. Sér. 3. T. II.

H. PRZIBRAM. 1901. Experimentelle Studien über Regeneration. Arch. f. Entw.-Mech. Bd. XI.

REICHENSPERGER. 1905. Zur Anatomie von Pentacrinus decorus Wy. Th. Diese Zeitschr. Bd. LXXX.

— 1908. Das Vorkommen von Drüsen bei Crinoiden. Zool. Anz. Bd. XXXIII.

E. RHODE, 1885. Die Muskulatur der Chaetopoden. Zool. Beiträge. Bd. I.

MICH. SARS. 1868. Mémoires pour servir à la connaissance.
JUL. SCHAXEL. 1910. Das Zusammenwirken der Zellbestandteile bei der Eireifung, Furchung und ersten Organbildung der Echinodermen. Arch. f. mikr. Anat. u. Entwickl. Bd. LXXV.
G. SCHWALBE. 1869. Über den feineren Bau der Muskelfasern wirbelloser Tiere. Arch. f. mikr. Anat- Bd. V.
O. SEELIGER. 1893. Studien zur Entwicklungsgeschichte der Crinoideen (Antedon rosacea). Zool. Jahrb. Anat. Ontog. Bd. VI.
H. SIMROTH, 1876. Anatomie und Schizogonie der Ophiactis virens Sars. Ein Beitrag zur Kenntnis der Echinodermen. Diese Zeitschr. Bd. XXVII. (Mit Nachtrag.)
— 1877. 2. Teil. Schizogonie. ibid. Bd. XXVIII.
VOGT und YUNG. 1888. Lehrbuch der praktischen vergleichenden Anatomie. Braunschweig.
J. WACKWITZ. Beiträge zur Histologie der Molluskenmuskulatur, speziell der Heteropoden und Pteropoden. Zool. Beiträge. Bd. III.
W. WOODLAND. 1906. Study IV. The scleroblastic development of the spicules in Cucumariidae. Quart. Journ. Micr. Sci. Vol. XLIX.
— 1908. Study VII. The scleroblastic Development of the plate-and-anchor Spicules. ibid. Bd. LI. Teil 3.
C. ZELENY, 1905. Compensatory Regulation. Journ. Exper. Zool. Vol. II.

Erklärung der Abbildungen.

Alle Figuren sind mit dem ABBEschen Zeichenapparat entworfen; der Zeichentisch war auf Objekttischhöhe eingestellt, wenn nicht anders bemerkt. Soweit nicht ausdrücklich gesagt, beziehen sich alle Figuren auf *Antedon rosaceus*.

Die folgenden Bezeichnungen sind allen in Betracht kommenden Figuren gemeinsam; hier nicht aufgeführte finden sich in der Erklärung der einzelnen Figuren.

Buchstabenerklärung:

a, Ausläufer von Ganglienzellen;
bf, Bindegewebsfasern;
chr, Chromatin;
df, Dorsalfasern;
dfk, Kerne der Dorsalfasern;
dnf, Nervenfasern, welche zu den »masses ganglionnaires« führen;
ep, Endplatte der Muskelbündel;
gbg, gewöhnliche verästelte Bindegewebszellen der Grundsubstanz;
gz, Ganglienzelle;
k, Kern;
kgs, Kalkgrundsubstanz;
l, kleine und große Lücken der Kalkgrundsubstanz, in denen Kalk abgelagert war;
nf, Dorsal-Nervenstrang des Armes;
wz, Wanderzellen, welche letzteren und seine Ausläufer begleiten.

Tafel I.

Fig. 1. Teil des Hauptstammes des dorsalen Armnerven; zeigt die Anlagerung der Wanderzellen. *r*, leere Wanderzelle in Ruhe. DELAFIELDS Hämatoxylin, Picrinsäure-Säurefuchsin. ZEISS, homog. Imm. 2,00. Compens.-Oc. 12.

Fig. 2. Kalkgrundsubstanz an der sogenannten Dorsalfasermasse, (PERRIERscher Nerv). In dem dunkeln Querbalken zahlreiche plasmaarme Zellen von Dorsalfasern. Winkel, Obj. 5a, Compens.-Oc. 12. Eisenhämatoxylin-Eosin.

Fig. 3. Zwei typische Ganglienzellen der Dorsalfasermasse bei *Isocrinus decorus*. *mg*, PERRIERS »masse ganglionnaire«, *av*, Verdickung des Ausläufers. Eisenhämatoxylin-Orange-G. ZEISS, homog. Imm. 2,00, Compens.-Oc. 12.

Fig. 4. Einzelne Zelle wie vorher; vom Centralnervenstrang tritt der Ausläufer *n* an die Ganglienzelle. Homog. Imm. 2,00, Compens.-Oc. 18.

Fig. 5—11. Entwicklung der Dorsalfasern im Regenerat; die einzelnen Stadien den Zahlen folgend. ZEISS, homog. Imm. 2,00, Compens.-Oc. 12. Eisenhämatoxylin-Picrinsäure-Säurefuchsin.

Fig. 12—18. Stadien der ventralen Muskelentwicklung beim Regenerat von *Antedon*. Vergrößerung und Färbung wie beim vorigen.

Fig. 19—21. Stücke ventraler Muskelfasern, um den Verlauf der Schrägstreifung zu zeigen. Fig. 19 stark kontrahiert. Fig. 21 Ende eines gerissenen Stückes, in mäßiger Kontraktion fixiert. Eisenhämatoxylin-Aurantia. ZEISS, homog. Imm. 2,0 mm, Compens.-Oc. 18.

Fig. 22. Kalkgrundsubstanz an der Endigung der Muskelfasern *mb*. *hbg*, typische halbmondförmige Bindegewebszelle mit auslaufenden Fasern zu den Muskeln hin. *kz*, Kalkzelle, ovoide Zelle BOSSHARDS, von diesem nur an den Dorsalfasern gefunden. Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin. Winkel, homog. Imm. 1,8 mm, Complanat.-Oc. 4.

Fig. 23. Eine Kammer des gekammerten Organs mit Inhalt. *Actinometra robustipinna*. *blI*, Bläschen, welche von einer dichteren färbbaren Substanz umhüllt sind; *blII*, Bläschen, welche einer solchen fast ganz entbehren. DELAFIELDS Hämatoxylin-Eosin. Winkel, Obj. 3a, Complan.-Oc. 4.

Fig. 24. Einzelne Bläschen aus dem gekammerten Organ von *Antedon*, stärker vergrößert; darunter mehrere angeschnitten. Dieselbe Färb. ZEISS, homog. Imm. 2,00 mm, Winkel, Complan.-Oc. 4.

Fig. 25. Kalkgewebe aus dem Kelch von *Isocrinus decorus*. Eisenhämatoxylin-Eosin. ZEISS, homog. Imm. 2,00, Oc. 4.

Fig. 26—33. Kalkzellen *kz* in der Grundsubstanz in verschiedenen Stadien der Kalkbereitung (*Antedon*); Fig. 26—28 von jungem Regenerat: Homog. Imm. 2,00, Oc. 4; Fig. 29. Zellen im älteren Arm in situ bei gleicher Vergrößerung. — Fig. 30—33, einzelne Zellen verschiedener Stadien aus altem Arm und Kelch. ZEISS, homog. Imm. 2,00 mm, Compens.-Oc. 18.

Tafel II.

Fig. 1. Oberer Teil des drüsigen Organs; Zusammenhang mit Blutgefäßen *bl*. *schl*, Schlauch des drüsigen Organs. Winkel, 7a, Oc. 4. Eisenhämatoxylin-Eosin.

Fig. 2. Zellteilungen im Epithel des Tentakelkanals, junges Regenerat. Homog. Imm. 1,8, Oc. 4.

Fig. 3. Entstehung von Ganglienzellen des neu anzulegenden Dorsal-Nervenstranges aus dem Endothel *e* des Cöloms. *f*, Nervenfasern. Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin. ZEISS, homog. Imm. 2,00, Compens.-Oc. 12.

Fig. 4 und 6. Zellen des Genitalstranges im jungen Regenerat in verschiedenen Stadien der Ausbildung zu Keimzellen. *Antedon*, weibl. Tier. ZEISS, homog. Immers. 2,00, Compens.-Oc. 12. Eisenhämatoyxlin-Pikrins.-Säurefuchsin.

Fig. 5. Knospenbildung *K* des Genitalschlauches im Regenerat. *Gk*, Genitalkanal; *Gschl*, Genitalschlauch. Winkel, homog. Imm. 1,8, Oc. 4. Färbung wie vor.

Fig. 7. Degenerationsprozeß im Dorsalnerv und Wanderung von Wanderzellen zur Wunde. 15 Stunden nach Verwundung fixiert. Winkel, Obj. 3a, Oc. 4. Eisenhäm.-Eosin.

Fig. 8. Schlauchende aus dem drüsigen Organ mit Inhalt. In den Zellen Vacuolenbildung. Winkel, homog. Imm. 1,8, Oc. 4. Eisenhämatoxylin-Aurantia.

Fig. 9. Blutgefäß *bl* am drüsigen Organ mit gleichem körneligen Inhalt. ZEISS, homog. Imm. 2,00, Compens.-Oc. 12. Gleiche Färbung.

Fig. 10. Anlage der »Masses ganglionnaires« und der Dorsalfasern im älteren Regenerat. Winkel, Obj. 5a, Oc. 4. Dorsal-Tangentialschnitt. Eisenhäm.-Säurefuchsin.

Fig. 11. Längsschnitt durch Arm mit junger Regenerationsknospe. 96 Stunden nach Amputation fixiert. *c*, Cölom; *w*, Wassergefäß; *de*, degeneriertes Epithel der Tentakelfurche. Winkel, 5a, Oc. 2. Hämatoxylin-Eosin.

Fig. 12. Teil eines Längsschnittes wie eben: 48 Stunden nach Amputation. Gleiche Vergr. Das Objekt Fig. 11, ist gebrochen (in Syzygie), Fig. 12 ist geschnitten (durch ein Glied) in letzterer eilt der Nerv dem Wassergefäß *w* vor. *de* und *c* wie eben.

Fig. 13. Pinnula mit reifer Keimdrüse in Regeneration. *Antedon*-Männchen. *o*, Geschlechtspore. Winkel, 3a, Oc. 2.

Fig. 14. Ältere, etwas unregelmäßige Regeneration (Bruch in einer Muskelverbindung). Einfluß von Dorsalnerv und Wanderzellen. Anlagen des Kalkskelets *Ks*. *m*, Muskel. Winkel, Obj. 3a, Oc. 2. Hämatoxylin-Orange.

Fig. 15. Querschnitt durch junges Regenerat an der Spitze. *c*, Cölom; *wg*, Tentakelkanal. Ektoderm und Mesenchym nicht unterscheidbar. Eisenhämatoxylin-Pikrins.-Säuref. Winkel, 7a, Oc. 4.

Fig. 16. Längsschnitt durch eine Cirre mit partieller Regeneration. *Ck*, Cirrenkanal; *B*, Bindegewebsstrang in letzterem; *N*, Nervenhülle. Eisenhämatoxylin-Orange. Winkel, 3a, Oc. 4.

Fig. 17. Aus einem Querschnitt durch Muskelfasern, welche stark kontrahiert sind. Vier Leisten im Sarkoplasma *sp*. *mf*, Myofibrille im Querschnitt; *ksu*, Kittsubstanz. ZEISS, homog. Imm. 2,00, Compens.-Oc. 18; Vergr. etwa 2400. Eisenhämatoxylin.

Tafel III.

Fig. 1. Einzelne bipolare Ganglienzellen *gz* mit Ausläufern, aus dem dorsalen Centralnervenstrang von *Antedon*. Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin. ZEISS, homog. Imm. 2,00, Compens.-Oc. 12.

Fig. 2. Zwei Ganglienzellen vom Ende der dorsalen Fasermasse bei gleicher Vergrößerung aus demselben Schnitt. *dnf*, der vom Dorsalstrang kommende Nervenast.

Fig. 3. Kalkzelle aus dem Arm nach Färbung mit Eisenhämatoxylin-Safranin. ZEISS, Imm. 2,00, Compens.-Oc. 18.

Fig. 4—9. Stadien der Entwicklung der Sacculi-Zellen. In Fig. 4 bei *k* das erste Stadium, daneben Beginn der Secretion; bei Fig. 6 Ausbildung der zungenförmigen Gestalt der Zellen; Fig. 4—6 von junger Larve (*Pentacrinula*)

vor Durchbruch des Vestibulums. Delafields Hämatox.-Säurefuchsin. — Fig. 7 vom alten Arm; die reifen Körner nehmen Eosin an. Beginn der Fadenbildung. In der Zellbasis besondere Plasmazüge sichtbar. Zeiss, homog. Imm. 2,00, Oc. 4. Eisenhämatoxylin-Eosin. — Fig. 8 stammt aus einem mit erwärmter Flemmingscher Lösung behandelten Armstück. Zeigt reife Sacculus-Zelle mit Membran *m* und Kern. Eisenhäm.-Pikrins. Homog. Imm. 2,00, Compens.-Oc. 12. — Bei Fig. 9 Querschnitt durch Sacculus-Zelle, zeigt Abplattung der Körner. Oc. 4.

Fig. 10. Querschnitt durch dorsale Fasermasse ehe die Verzweigung der Bündel beginnt. Die mit *ax* bezeichneten Pünktchen sind wahrscheinlich den Nervenverzweigungen angehörig. Eisenhämatoxylin-Pikrins.-Säurefuchsin. Zeiss, Homog. Imm. 2,00, Oc. 2.

Fig. 11. Wanderzellen beim Eindringen in einen dorsalen Faserstrang; 48 Stunden nach der Amputation. Eisenhämatoxylin-Eosin. Winkel, Obj. 7a, Oc. 4.

Fig. 12*a*—*e*. Wanderzellen bei Aufnahme sich lösender Muskulatur. Eisenhäm.-Aurantia. *ms*, Muskelstück. Zeiss, Imm. 2,00, Winkel, Oc. 4.

Tafel IV.

Fig. 1—3. *Isocrinus decorus*, Kelche mit Regeneraten jüngeren und älteren Datums, darunter Mißbildungen. In Fig. 1 auf der Scheibe ein Myzostoma. Fig. 1 etwa 12×, Fig. 2 u. 3 etwa 7× vergr.

Fig. 4. Etwas unregelmäßiges junges Regenerat, das 14., das an der gleichen Stelle hervorsproßte. *Antedon rosaceus.*

Fig. 5. Cirrus in partieller Regeneration; das Regenerat entspringt einer Gliedfläche.

Fig. 6. Cirrus in partieller Regeneration; das Regenerat wird auf der Schnittfläche durch die Mitte eines Gliedes gebildet.

Fig. 7. Regenerat auf geschlechtsreifem Arm. Entwicklung des Regenerats und der Geschlechtsprodukte verlief parallel. Zeiss, Lupe, etwa 10× vergr.

Neue Beiträge zur Kenntnis der Termitophilen und Myrmecophilen (No. 192).

Von

E. Wasmann S. J.
(Valkenburg).

(Aus dem biologischen Institut zu Valkenburg.)

Mit Tafel V—VII.

Verzeichnis der Neubeschreibungen in dieser Arbeit.

Inhaltsverzeichnis.

1. Verzeichnis der physogastren termitophilen Aleocharinen.[1]

(Hierzu Taf. V, Fig. 1—3.)

Nachdem Schiödte 1854 die ersten physogastren termitophilen Aleocharinen aus Brasilien beschrieben hatte, dauerte es 35 Jahre, bis 1889 die zweite Gattung durch Casey bekannt wurde. Vom Jahre 1891 an wuchs ihre Zahl jedoch rasch, und gegenwärtig kennen wir deren bereits 24 mit zusammen 32 Arten. Wir finden unter ihnen die sonderbarsten und mannigfaltigsten Formen, die namentlich in der Gestalt und Stellung des Hinterleibes das Außergewöhnlichste in der

[1] Auch unter den zu den *Tachyporini* gehörigen termitophilen Trichopseninae gibt es einige physogastre Gattungen wie *Xenistusa* und *Trichopsenius*; ferner zahlreiche physogastre Aleocharinengattungen unter den Myrmecophilen (*Mimeciton*, *Ecitophya* usw.).

Insektenwelt leisten. Bald ist der Hinterleib in normaler, flach ausgestreckter Stellung festgewachsen und riesig erweitert (*Termitobia* (Taf. V, Fig. 1) und *Timeparthenus*), bald in schwach aufgerichteter Stellung (*Termitotecna* [Taf. V, Fig. 2]), bald in senkrechter Stellung (*Xenogaster* und *Idiogaster* [Taf. V, Fig. 3]), bald in nach vorn übergebogener Stellung (*Corotoca*), schließlich ist sogar die ehemalige Unterseite desselben zur Oberseite geworden (*Spirachtha* und *Termitomimus*). Der Hinterleib kann dabei die bizarrsten Formen annehmen (*Termitomimus*), ja sogar mit gegliederten Abdominalanhängen ausgestattet sein (*Spirachtha*), wie wir sie sonst nur bei gewissen termitophilen Larven von Tineiden und Dipteren kennen.

Vom biologischen und phylogenetischen Standpunkt aus sind die termitophilen physogastren Aleocharinen nicht minder interessant als vom vergleichend morphologischen. Sie zeigen uns die extremsten Anpassungserscheinungen an die termitophile Lebensweise als echte Gäste (Symphilen), sowohl bezüglich ihrer äußeren Exsudatorgane — als solche sind hier der riesige membranöse Hinterleib mit seinen Exsudatknospen (*Xenogaster*) oder gegliederten Anhängen (*Spirachtha*) anzusehen — als auch bezüglich ihrer Exsudatgewebe, indem hier das hypodermale Blutgewebe in Verbindung mit dem tiefer liegenden Fettgewebe riesig entwickelt ist. Diese symphilen Anpassungen haben ferner durch Convergenz zu ähnlichen Formen bei systematisch untereinander nicht näher verwandten Gattungen geführt; denn die meisten Genera der termitophilen physogastren Aleocharinen sind unabhängig voneinander aus verschiedenen Gattungen jener Unterfamilie der Kurzflügler hervorgegangen. Ja es scheint sogar, daß von einer und derselben Gattung *Myrmedonia*, welche zu den ältesten bisher bekannten Aleocharinengattungen zählt und schon im unteren Oligozän des baltischen Bernsteins[1] vertreten ist, mehrmals zu verschiedenen Zeiten termitophile Anpassungen ausgingen, welche durch parallele Entwicklung zu verschiedenen neuen Gattungen führten. Dasselbe gilt auch für die noch weit zahlreicheren, von *Myrmedonia* ausgegangenen myrmecophilen Anpassungen, durch welche z. B. ganz verschiedene Gattungen von Ecitongästen bei Arten einer und derselben Wirtsgattung *Eciton* sich ausbildeten.

Da in der bald erscheinenden vierten Auflage meines Buches »Die moderne Biologie und die Entwicklungstheorie« die Anpassungserscheinungen der physogastren termitophilen Aleocharinen von stammes-

[1] Manche neuere Geologen stellen denselben sogar schon in das Eocän.

geschichtlicher Seite näher beleuchtet und auch eine photographische Tafel der Haupttypen derselben gegeben werden soll, beschränke ich mich hier auf eine Aufzählung der bisher bekannten Gattungen und Arten mit Angabe ihrer Wirte, soweit dieselben sicher feststehen. Am reichsten vertreten sind sie im neotropischen Gebiet, an zweiter Stelle kommt das afrikanisch-madegassische; aus dem ostindisch-malaischen Gebiete waren sie bis 1910 überhaupt noch unbekannt, und wir kennen erst zwei Gattungen aus Java und Singapore[1].

I. Neotropisches Gebiet.

1) *Corotoca Melantho* Schiödte, 1854. — Bei *Eutermes Reinhardti* Schiödte i. l.; Minas Geraes [2] (Reinhardt!).
2) *Corotoca Phylo* Schiödte 1854. — Ebenda.
3) *Spirachtha Eurymedusa* Schiödte 1854. — Ebenda.
4) *Xenogaster inflata* Wasm. 1891. — Bei *Eutermes* (*arenarius*) *fulviceps* Silv.; S. Catarina (Hetschko! Schmalz!), La Sierra (Uruguay) (Silvestri!).
5) *Xenogaster nigricollis* Silv. 1903. — Bei *Eutermes* (*arenarius*) *pluriarticulatus* Silv. und *proximus* Silv.; Cuyabà (Matto Grosso), Misiones (Paraguay) (Silvestri!). — Bei *Eutermes* (*Ripperti*) *mojoscensis* Holmgr.; Mojos (Bolivia) (N. Holmgren!).
6) *Xenogaster Wasmanni* Holmgr. 1911[3]. — Bei *Eutermes* (*Ripperti*) *mojoscensis* Holmgr.; Mojos (Bolivia) (N. Holmgren!).
7) *Termitophya Heyeri* Wasm. 1902. — Bei *Eutermes* (*arenarius*) *fulviceps* Silv.; Rio Grande do Sul (Heyer!).
8) *Termitophya Wasmanni* Holmgr. 1911[4]. — Bei *Eutermes minimus* Holmgr. und *chaquimayensis* Holmgr.; Chaquimayo (Peru) (N. Holmgren!).
9) *Termitophya Holmgreni* Wasm. 1911[5]. — Bei *Eutermes* (*Ripperti*) *mojoscensis* Holmgr.; Mojos (Bolivia) (N. Holmgren!).
10) *Termitomorpha Meinerti* Wasm. 1894. — Bei *Eutermes Meinerti* Wasm.; Venezuela (Meinert!).

---

[1] Eine von J. Assmuth in Vorderindien bei *Eutermes* 1911 entdeckte Gattung lag mir noch nicht vor. Vermutlich ist sie ebenfalls neu.

[2] Von Prof. Warming-Kopenhagen wurden die Arten 1—3 vor einigen Jahren ebendort wiedergefunden. Meine Exemplare, die ich durch Meinert erhielt, sind von Warming gesammelt und von mir mit den Typen im Universitätsmuseum Kopenhagen verglichen.

[3] Ist im Zoolog. Anzeiger soeben beschrieben worden. XXXVIII. Nr. 18/19. Seite 429.

[4] Ebenda. [5] Ebenda.

11) *Termitothymus philetaerus* Silv. 1903. — Bei *Eutermes* (*arenarius*) *fulviceps* Silv.; Cordoba (Argentinien) (SILVESTRI!).
12) *Termitoiceus anastrephoproctus* Silv. 1903. — Bei *Anoplotermes tenebrosus* Hag.; Cuyabà (Matto Grosso) (SILVESTRI!).
13) *Termitozophilus laetus* Silv. 1903. — Bei *Cornitermes similis* Hag.; Tacurù Pucù (Paraguay), Cuyabà (Matto Grosso) (SILVESTRI!).
14) *Termitosius pauciseta* Silv. 1903. — Bei *Eutermes heteropterus* Silv.; Tacurù Pucù (Paraguay) (SILVESTRI!).
15) *Timeparthenus regius* Silv. 1903. — Bei *Anoplotermes tenebrosus* Hag.; Cuyabà (Matto Grosso) (SILVESTRI!).
16) *Termitogaster insolens* Cas. 1889. — Termitenart ungenannt; Panama (BEAUMONT!).
17) *Termitogaster fissipennis* Cas. 1890. — Termitenart ungenannt; Panama (BEAUMONT!).
18) *Termitogaster texana* Brues 1902. — Bei *Eutermes cinereus* Buckl., Texas (BRUES!).

II. Afrikanisch-Madagassisches Gebiet.

19) *Termitobia physogastra* Wasm. 1891 (Taf. V, Fig. 1). — Bei *Termes bellicosus* Smeathm.; Voltafluß, Goldküste (Finder: »Geschäftsgeheimnis«[1]). — Bei *Termes natalensis* Havil.; Groot Fontain, Deutsch Südwest-Afrika (PRINZ GEORG VON BAYERN! 12. VII. 1909[2]).
20) *Termitochara Kraatzi* Wasm. 1893. — Bei *Capritermes* (»*Eutermes*«) *capricornis* Wasm. und *Microcerotermes* (»*Eutermes*«) *Sikorae* Wasm.; Madagaskar (SIKORA!).
21) *Termitana Perrieri* Fairm. 1899. — Termitenart ungenannt; Madagaskar (H. PERRIER!).
22) *Termitotropha O'Neili* Wasm. 1899. — Bei *Amitermes* (»*Termes*«) *unidentatus* Wasm.; Kapkolonie (O'NEIL!).
23) *Termitomimus entendveniensis* Träg. 1907. — Bei *Eutermes* sp.; Zululand (TRÄGÅRDH!).
24) *Termitopaedia Kohli* Wasm. 1911. — Bei *Acanthotermes spiniger Kohli* Wasm. — Belg. Congo (P. H. KOHL!).
25) *Termitella Lujae* Wasm. 1911. — Bei *Eutermes Lujae* Wasm.; Belg. Congo (E. LUJA!).

[1] Diese klassische Auskunft erhielt ich 1891 vom Naturalienhändler V. FRIČ in Prag, welcher von seinem Sammler das Material zugesandt erhalten hatte und den Namen des Entdeckers nicht nennen wollte.

[2] Siehe den 3. Abschnitt dieser Arbeit S. 86.

26) *Termitotecna Braunsi* Wasm. n. g., n. sp.[1], 1911 (Taf. V, Fig. 2, 2a—c). — Bei *Termes transvaalensis* Sjöst. (*tubicola* Wasm. i. l.). — Oranje-Freist. (H. Brauns!).
27. *Idiogaster Escherichi* Wasm. n. g., n. sp.[2] (1911 (Taf. V, Fig. 3, 3a). — Bei *Eutermes rapulum* Sjöst.; *Erythraea* (K. Escherich!).
28. *Termitotelus Schultzei* Wasm. 1908. — Bei *Hodotermes viator* Ltr.; Klein-Namaland (L. Schultze!).
29) *Termitopulex grandicornis* Fvl. 1899. — Termitenart ungenannt; Abyssinien (Raffray!).
30) *Termitopulex natalensis* Wasm. n. sp. 1911[3]. — Bei *Termes natalensis* Havil.. — Natal (G. D. Haviland! 1898).

III. Ostindisch-Malaisches Gebiet:

31) *Jacobsonella termitobia* Silv. 1910. — Bei *Termes gilvus* Hag. (*malayanus* Havil.); Java (Edw. Jacobson!, Prof. Morin!)[4].
32) *Termitoptochus indicus* Silv. 1910. — Bei *Eutermes singaporensis* Havil.; Singapore (Finder ungenannt).

2. Zur Kenntnis der Gäste von Termes bellicosus.

(Hierzu Taf. V, Fig. 1 u. 8; Taf. VI, Fig. 10—15).

Unsre bisherige Kenntnis der Gäste von *Termes bellicosus* Smeathm. ist leider noch eine sehr beschränkte. Bei gründlicher Erforschung der riesigen Hügelbauten dieser Termite wird dieselbe ohne Zweifel bedeutend erweitert werden.

a. *Glyptus* und dessen Larven.

George H. Horn gab 1888 in den Trans. Americ. Ent. Soc. XV, p. 18—21, die Beschreibung der Larven von *Glyptus sculptilis* Brullé. Er berichtet, der bekannte Verfasser der Termitenmonographie, H. Hagen, habe ihm während eines Besuches am Museum für vergleichende Zoologie zu Cambridge[5] im Sommer 1887 einige Larven von der Westküste Afrikas gezeigt und ihm mündlich folgendes mitgeteilt:

“About 50 years ago Dr. Savage, in company with Dr. Perkins, was engaged in missionary work in Sierra Leone. On their return

[1] Siehe den 4. Abschnitt dieser Arbeit S. 88.

[2] Siehe den 4. Abschnitt dieser Arbeit S. 89.

[3] Siehe den 3. Abschnitt dieser Arbeit S. 87.

[4] Die letzteren Exemplare stammen aus Buitenzorg und befinden sich in der Zool. Sammlung des bayr. Staates in München, von wo sie mir vorlagen. Herrn Curt v. Rosen statte ich meinen Dank ab für die Mitteilung des Materials.

[5] Gemeint ist Cambridge in Mass. U. S. A.

they brought many objects of natural history, among them some insects, which received attention from Dr. F. W. Harris. A specimen of *Glyptus sculptilis* in the lot came finally into the possession of Dr. Le Conte and is now in his cabinet. This insect, it is well known[1], lives in the nests of the great white ant of that region.

From the nest of that ant Dr. Savage obtained queens, some of very great size, and in the same bottles were smaller objects supposed to be small queens of the same. When the collection reached Cambridge, from Salem, Dr. Hagen at once recognized the fact that these smaller specimens were not queen ants but larvae unknown to him.

When these larvae were shown to me, it was at once seen, that they were Carabid larvae. The fact that *Glyptus* was known to occur with these ants, was made known to Dr. Hagen, who has searched the literature with great care for any mention of the larva, but fruitlessly . . .".

Nun folgt die von Abbildungen begleitete Beschreibung der Larve, deren Länge Horn auf 32 mm angibt. Es ist wohl kaum zu bezweifeln, daß die von ihm beschriebene Larve wirklich *Glyptus sculptilis* Brullé angehört. Die »große weiße Ameise«, bei welcher sie gefunden wurde, muß wohl *Termes bellicosus* Smeathm. gewesen sein, welcher im äquatorialen Westafrika sehr häufig ist. *T. natalensis*, erst 1898 von Haviland beschrieben, wurde damals allerdings noch nicht von dem morphologisch und biologisch sehr nahe verwandten *T. bellicosus* unterschieden; da jedoch die Kopfbildung der großen Soldaten beider Arten immerhin deutlich verschieden ist, würde Hagen als vortrefflicher Termitenkenner es wohl bemerkt haben, wenn die den *Glyptus*-Larven beigegebenen Termiten nicht *T. bellicosus* gewesen wären.

1891 sah ich bei dem Naturalienhändler V. Frič in Prag mehrere *Glyptus*-Larven, die zugleich mit *Termitobia physogastra* Wasm. bei *Termes bellicosus* am Voltafluß (Goldküste, W.-Afr.) gefunden worden waren. Ich schrieb diese Larven[2] ebenfalls dem *Glyptus sculptilis* zu, da keine Imagines beilagen und die Larven gut mit der oben erwähnten Beschreibung G. Horns übereinstimmten.

Eine *Glyptus*-Larve, die ich gleichfalls auf *sculptilis* bezog[3], lag

[1] In Brullés Beschreibung der Art (1835) fand ich nichts über deren termitophile Lebensweise (E. W.).

[2] Neue Termitophilen (Verh. Zool. Bot. Ges. Wien 1891) S. 647.

[3] Termiten und Termitengäste vom belg. Congo (Rev. Zool. Afric. I., 1911, fasc. 1 u. 2) S. 97.

mir ferner vor einigen Jahren aus dem K. Reichsmuseum zu Stockholm vor. Sie war von Y. SJÖSTEDT bei *Termes tumulicola* Sjöst. (= *natalensis* Havil.!) in Liberia gefunden worden. Ob es sich hier wirklich um eine *G. sculptilis*-Larve handelt, bleibt allerdings zweifelhaft.

Ein sehr interessantes *Glyptus*-Material erhielt ich kürzlich aus *Termes bellicosus*-Bauten vom Kilimandjaro zugesandt, und zwar von zwei Seiten. Erstens aus dem Universitätsmuseum zu Breslau durch Herrn Dr. ZIMMER, stammend aus der »Akademischen Studienfahrt nach Ostafrika, VII—X, 1910«, zu Moschi in einem großen Termitenbau gesammelt. Es waren in jener Sendung fast ein Dutzend Larven vorhanden, aber keine Imagines. Beigegeben waren aus jenem *T. bellicosus*-Bau eine riesige Königin von 10 cm Länge und 3 cm Breite, ferner Nymphen von Imagines, eine große Anzahl Soldaten beider Größenformen, Arbeiter und Larven (darunter auch Soldatenlarven vor der letzten Häutung, mit Gesichtsmaske); endlich eine große Anzahl Arbeiter, sehr wenige Soldaten, einige Nymphen und eine Königin von *Microtermes incertus* Hag. Letztere Art ist als Gasttermite von *T. bellicosus* bereits bekannt. Schon H. HAGEN (Monogr. d. Termiten, Linn. Ent. XII., 1858, S. 231) berichtet über dieselbe: »Diese Art lebt in den großen Hügelbauten von *Termes bellicosus*.« ZIMMER schreibt in dem Briefe vom 4. März 1911, welcher seine Sendung begleitete: »Die winzigen Termiten, die bei den großen zu Gaste waren, hatten sich ebenfalls Pilzgärten, etwa von Walnußgröße gebaut.« Die Miniaturpilzgärten von *Microtermes incertus* gleichen somit jenen, welche *M. globicola* Wasm. auf Ceylon in den Hügelnestern von *Termes Redemanni* anlegt, und welche ich 1902 (Zool. Jahrb. System. XVII, 1, S. 116 und Taf. V, Fig. 1) beschrieben und abgebildet habe.

Die *Glyptus*-Larven aus dieser *T. bellicosus*-Kolonie stimmen genau zu der Beschreibung der *G. sculptilis*-Larven HORNS, sind aber ausgewachsen etwas kleiner, höchstens 28—30 mm lang und 10—12 mm breit. Die kleinsten, noch nicht so auffallend physogastren Larven messen etwa 20 mm Länge bei nur 5—6 mm Breite. Ich gebe anbei die Photographien der Ober- und Seitenansicht zweier physogastren Larven (Taf. VI, Fig. 10 u. 11) und der Oberansicht einer stenogastren Larve aus demselben Material (Fig. 12). Diese Photographien dürften eine nochmalige Beschreibung der Larven überflüssig machen. Ferner gebe ich die Photographien der Unterseite des Vorderkopfes einer Larve (Taf. VI, Fig. 13) und eines Vorder-, Mittel- und Hinterbeins derselben (Taf. VI, Fig. 14).

Ich beziehe diese Larven auf *Glyptus punctulatus* Chaud.,

nicht auf *sculptilis* Brullé, und zwar aus folgendem Grunde: In einer andern, gleichzeitig erhaltenen, kleineren Sendung von Dr. Prell-Marburg fanden sich ebenfalls einige der nämlichen *Glyptus*-Larven — leider schlecht konserviert im Vergleich zu der ebenerwähnten Sendung von Zimmer — und zwar gleichfalls aus einem *Bellicosus*-Neste von Moschi am Kilimandjaro. Eine physogastre Larve von 27 mm Länge und 11 mm Breite und eine stenogastre von 15 mm Länge und 3 mm Breite sind einigermaßen erhalten geblieben. In demselben Material aus demselben *Bellicosus*-Bau war auch eine völlig zerfallene, ihrer Fühler und Beine beraubte Imago von *Glyptus*. Es gelang mir, die Stücke derselben (Kopf, Prothorax, Flügeldecken) wiederum so zusammenzusetzen, daß ich die Art bestimmen konnte. Es war *Glyptus punctulatus* Chaud., nicht *sculptilis* Brullé[1].

Von besonderem Interesse erwies sich der in demselben Tubus schwimmende macerierte Darminhalt der Imago. Ich untersuchte ihn mikroskopisch und konnte ohne Schwierigkeit je ein halbes Dutzend Soldaten und Arbeiter von *Microtermes incertus* herausfinden; von *Bellicosus*-Larven konnte ich dagegen keine Reste entdecken. Jener *Glyptus punctulatus* hatte also mit den kleinen Gasttermiten seines großen Wirtes vor seinem Tode sich vollgefressen.

Es dürfte wohl keinem Zweifel unterliegen, daß wir auf Grund dieses Fundes von Prell auch die von demselben Fundort und von derselben Wirtstermite stammenden *Glyptus*-Larven, die auf den beifolgenden Photographien (Taf. VI, Fig. 10—14) abgebildet sind, dem *Glyptus punctulatus* Chaud. zuzuschreiben haben.

Vergleich der *Glyptus*-Larven mit den *Orthogonius*-Larven[2].

Die Larven beider Gattungen sehen sich äußerst ähnlich und haben im erwachsenen physogastren Zustand dieselbe flaschenförmige Gestalt, die sie einem Laien als »kleine Termitenköniginnen« vortäuscht. Wenn ich jedoch 1902 (S. 147) glaubte, die Physogastrie sei bei den *Orthogonius*-Larven stärker, so muß ich dies als Irrtum jetzt widerrufen. Die *Glyptus*-Larven vom Kilimandjaro, die mir vorliegen, zeigen im Gegenteil bei derselben Körperlänge eine entschieden stärkere Verdickung des Hinterleibes als die indischen *Orthogonius*-Larven.

[1] Vgl. auch H. Prell im Zoolog. Anz. XXXVIII. Nr. 9/10, 1911, S. 250—253.

[2] Siehe Termiten, Termitophilen und Myrmecophilen von Ceylon usw., 1902. (Zool. Jahrb. System. XVII. 1., S. 99—164 u. Taf. IV u. V) S. 142—148 und Taf. V, Fig. 2, Taf. IV, Fig. 12 a—d.

Die Beschreibung der *Orthogonius*-Larven, die ich 1902 (S. 142ff.) gegeben, paßt mit wenigen Modifikationen auch auf die *Glyptus*-Larven. Von letzteren liegen mir allerdings keine so jungen stenogastren Stadien vor wie von ersteren, wo namentlich unter dem von P. J. ASSMUTH zu Khandala (Bombay-Distrikt) 1902 bei *Termes obesus* gesammelten reichen Material die jüngeren Stadien in überwiegender Zahl vertreten sind.

Als Hauptunterschiede der *Glyptus*- von den *Orthogonius*-Larven seien hier die folgenden hervorgehoben:

Der Vorderrand des Clypeus ist bei beiden fünfzähnig. Aber bei den *Orthogonius*-Larven sind die Zähne kleiner, unter sich gleich groß, dreieckig, und die beiden seitlichsten Zähne stehen viel weiter von den drei mittleren ab als diese untereinander. Bei den *Glyptus*-Larven dagegen sind die Zähne von ungleicher Größe, von der Mitte des Clypeusrandes nach den Seiten an Größe abnehmend; die beiden kleinen Seitenzähne sind ferner von den mittleren Zähnen nicht weiter entfernt als diese unter sich; unter den drei Mittelzähnen ist der mittelste mehr als doppelt so breit als die benachbarten, nicht dreieckig mit gerundeter Spitze wie diese, sondern breit viereckig, vorn abgestutzt.

Die Oberkiefer haben bei den *Orthogonius*-Larven nur einen größeren Zahn unterhalb der Mitte des Innenrandes, unter demselben nur Andeutungen von ein bis zwei kleineren Zähnen. Bei den *Glyptus*-Larven dagegen stehen drei ziemlich große, an der Spitze gerundete Zähne in der Basalhälfte des Innenrandes, und der oberste ist nur wenig größer als die beiden unteren.

Fühler und Unterkiefer (einschließlich der Kiefertaster) sind bei beiden sehr ähnlich gebildet. Bei den *Glyptus*-Larven sind die Fühler jedoch etwas kräftiger. Die Unterlippe ist ebenfalls sehr ähnlich bei beiden, so daß dieselbe Beschreibung (1902, S. 143) auf beide paßt. Bei den *Glyptus*-Larven (Taf. VI, Fig. 13) ist sie jedoch etwas breiter und kürzer als bei den *Orthogonius*-Larven.

Die Beine der *Glyptus*-Larven (Taf. VI, Fig. 14) sind sehr ähnlich jenen der *Orthogonius*-Larven (1902, S. 144). Siehe die Tafelerklärung.

Über die Kristalle im abdominalen Fettgewebe der *Orthogonius*- und *Glyptus*-Larven.

Auf einen interessanten Punkt, der weitere Untersuchung verdient, sei hier noch aufmerksam gemacht.

Im verdickten Hinterleib der physogastren *Orthogonius*-Larven

(*Schaumi* und *Horni*) fand ich eine Unmasse von gelbbraunen, doppelt lichtbrechenden Kristallen, und zwar bloß im Fettgewebe. Ich habe dieselben 1903[1] bereits erwähnt und die kristallographische Diagnose Prof. WEINSCHENKS-München beigefügt. Dr. PHILIPP Baden (Luxemburg) hatte in den Jahren 1908—1909 die Güte, in seinem chemisch-physiologischen Laboratorium eine Reihe von mikrochemischen Untersuchungen über diese Kristalle an den Schnittserien jener Larven anzustellen. Obwohl dieselben zu keinem sicheren Ergebnisse führten, will ich sie hier kurz mitteilen:

Zuerst war seine Aufmerksamkeit auf die Cholesterinprobe gerichtet, da jene Kristalle eine große morphologische Ähnlichkeit mit Cholesterinkristallen zeigen, da sie ferner nur im Fettgewebe sich vorfinden, und da endlich Cholesterin im Fettgewebe vieler Tiere anderweitig nachgewiesen ist. Die Cholesterinreaktion ergab folgendes an den Schnitten physogastrer Larven von 1903:

1) Die *Orthogonius*-Kristalle sind unlöslich in Schwefelsäure; desgleichen die Cholesterinkristalle.
2) Dagegen ergaben sich folgende Verschiedenheiten:
   a. Die *Orthogonius*-Kristalle sind nicht löslich in Xylol und Chloroform; die Cholesterinkristalle sind dagegen in beiden löslich.
   b. Die *Orthogonius*-Kristalle sind löslich in Kalilauge; die Cholesterinkristalle nicht.

Also können die *Orthogonius*-Kristalle keine Cholesterinkristalle sein. Es wurden hierauf noch folgende Reaktionen (an ungefärbten Schnitten jüngerer Larven) unter dem Deckglas angestellt:

1) Bei Zusatz von Salzsäure nach der Behandlung mit Kalilauge trat Bildung einzelner Harnsäurekristalle auf. Es handelt sich also vielleicht um Uratkristalle, die aus dem Fettgewebe sich gebildet haben.
2) Bei Behandlung der Schnitte mit konzentrierter Essigsäure, dann mit absolutem Alkohol trat eine Umbildung der ursprünglichen Kristalle ein, indem nadelförmige oder schwach rautenförmige Kristalle, ähnlich den Uratkristallen, erschienen.
3) Bei Behandlung der frischen Schnitte mit Wasser, dann mit konzentrierter Essigsäure verschwanden die vorher sichtbaren Kristalle unter Gasbildung (kleine Luftbläschen). Nach Zusatz von Schwefelsäure traten Kristalle auf, die den typischen Calciumsulphatkristallen sehr ähnlich waren.

[1] Zur näheren Kenntnis des echten Gastverhältnisses (Biol. Centralbl. Bd. XXIII, Nr. 2, 5, 6, 7, 8) S. 272—275.

4) Es wurden hierauf noch vier Kontrollversuche auf Calciumsulphat und Calciumoxalat angestellt. Dabei erhob sich jedoch das Bedenken, ob die bei den letzterwähnten Versuchsserien erhaltenen Reaktionen und Kristallbildungen wirklich im Zusammenhange stehen mit den typischen *Orthogonius*-Kristallen, die in den Schnittserien der älteren Larven sich finden.

Tatsächlich ließen sich mikroskopisch auf den Schnitten der stenogastren Larven keine solche Kristalle nachweisen, sondern nur auf jenen der physogastren.

Ein Resultat war also wenigstens erreicht, daß nämlich die massenhaft im abdominalen Fettgewebe der älteren Larven vorhandenen Kristalle bei den jüngeren Larven noch fehlen.

Daß die fraglichen Kristalle schon in vivo in den physogastren *Orthogonius*-Larven vorhanden sind, ist auch heute noch wie 1903 (S. 274—275) meine Ansicht. Denn sie waren erstens so auffallend massenhaft und zwar nur im abdominalen Fettgewebe vorhanden, daß das Mikrotommesser beim Schneiden des Hinterleibes starken Widerstand fand an den noch ungefärbten (bloß in Alkohol gehärteten) Larven. Jeder Schnitt mußte deshalb vorher mit einer Collodiumlösung bestrichen werden, um nicht zu zerreißen. Zweitens fanden sich diese Kristalle stets nur auf den Schnitten von *Orthogonius*-Larven, niemals auf denjenigen andrer physogastrer, fettreicher Termitophilen oder Myrmecophilen, obwohl dieselben ebenso gehärtet und überhaupt mit denselben Reagenzien behandelt worden waren wie jene. Drittens fühlt sich der Hinterleib schon bei den frischen, noch nicht gehärteten Larven auffallend prall und fest an, was nicht auf die relativ sehr dünne Cuticula zurückgeführt werden kann.

Letzteres ist auch bei den *Glyptus*-Larven des Zimmerschen Materials der Fall, von denen ich allerdings noch keine Schnittserien gemacht habe. Wahrscheinlich finden sich auch hier dieselben Kristalle im abdominalen Fettgewebe der physogastren Larven.

Über die biologische Bedeutung dieser Kristalle lassen sich einstweilen nur Vermutungen äußern. Jedenfalls erhöhen sie die Resistenzfähigkeit des fetten Hinterleibes gegen äußeren Druck. Da die *Orthogonius*-Larven — wenigstens die reiferen Stadien — nach den Beobachtungen von Assmuth (1902) und Escherich (1910)[1] als Termitenräuber in kleinen selbstgegrabenen Höhlen der Wände der

[1] Siehe meine Besprechung von »Escherich, Termitenleben auf Ceylon« (Biol. Centralbl. 1911) S. 403.

Nestkammern des Termitenhügels leben, dürfte die Resistenzfähigkeit ihres Hinterleibes für sie von praktischem Nutzen sein.

b. Andere Gäste von *Termes bellicosus.*

An termitophilen Staphyliniden sind bisher nur sehr wenige Arten als *Bellicosus*-Gäste bekannt, obwohl deren Zahl sich in Wirklichkeit nicht so gering erweisen dürfte.

1891 beschrieb ich in den Verhandl. Zool. Bot. Ges. Wien (S. 647ff.) die größte der bisher bekannten termitophilen physogastren Aleocharinen *Termitobia physogastra* (siehe die Photographie der Type auf Taf V, Fig 1) als Gast von *T. bellicosus* vom Voltafluß (Goldküste)[1]. Seither ist dieses schöne Tier nicht wiedergefunden worden bis 1909, wo es durch Prinzen Georg v. Bayern bei *T. natalensis* in Deutsch-Süd-West-Afrika abermals angetroffen wurde[2].

1894 beschrieb ich im »Kritischen Verzeichnis der Myrmecophilen und Termitophilen« eine sehr große, rot und schwarze *Myrmedonia*-Verwandte als *Ctenodonia inclyta.* Das aus der Sammlung Neervort van de Polls vorliegende Exemplar war von Mocquerys in Sierra Leone in den Bauten von *T. bellicosus* gefunden worden. Daß diese Art gesetzmäßig bei jener Termite wohnt, wurde durch Prof. Magretti bestätigt, welcher mir ein Exemplar (samt den Termiten) zusandte, das er in einem *Bellicosus*-Bau zu Sabarguma in Erythraea am 14. März 1900 gefangen hatte.

Silvestri bearbeitete 1905 (Redia III, fasc. 2, p. 347—359) einige Gäste von *T. bellicosus,* welche Andreini 1900—1903 bei Adi Ugri in Erythraea gefunden hatte: den Staphyliniden *Termitodiscus bellicosi* Silv. n. sp.[3], den Pselaphiden *Connodontus termitophilus* Wasm. und eine neue Art der interessanten Dipterengattung *Thaumatoxena* (*Th. Andreini*).

Die *Rhysopaussini,* welche von mir 1896[4] als eigne Familie (Rhysopaussidae) aufgestellt, später aber als Unterfamilie der Tenebrionidae erkannt worden waren, gehören zu den merkwürdigsten termitophilen Coleopteren. In der Körperform sehr mannigfaltig, zeigen sie eine eigentümliche, meist tiefgrubige und hochkielige Oberflächenskulptur und verdickte oder verbreiterte Fühler, die an Paussiden erinnern. Sie scheinen durchweg Termitengäste zu sein, obwohl von manchen derselben die Wirte noch nicht bekannt sind.

[1] Siehe oben im 1. Teil dieser Arbeit S. 74.

[2] Siehe im 3. Teil dieser Arbeit S. 86.

[3] Siehe im 5. Teil dieser Arbeit S. 94.

[4] Neue Termitophilen und Termiten aus Indien (Ann. Mus. Civico Genova XXXVII. p. 613—630 u. Taf. II).

Eine der hierher gehörigen Formen, *Euglyptonotus Magrettii*, wurde von GESTRO 1900[1] beschrieben und 1911[2] abgebildet. Das einzige damals bekannte Exemplar war von MAGRETTI im März 1900 in einem *Bellicosus*-Bau zu Sabarguma (Erythraea) gefunden worden. Durch seine walzenförmige, stark gewölbte, kurze und breite Gestalt mit den kurzen, kaum verbreiterten Fühlern und kurzen Beinen, erinnert dieses Tier im Habitus fast an *Apate capucina*. GESTRO schreibt ihm jedoch einen vorgestreckten, nicht vertikal geneigten Kopf und schmale, nierenförmige Augen zu, welche weit voneinander stehen sollen (1900, S. 744). Bei allen andern *Rhysopaussini* ist der Kopf gesenkt und die Augen sind gewöhnlich sehr groß, so daß sie auf der Oberseite der Stirn sich oft fast berühren.

Im März 1906 fand ESCHERICH bei Nefassit in Erythraea in einem *Bellicosus*-Bau einen Rhysopaussinen, der mit GESTROS Beschreibung von *Euglyptonotus Magrettii* auffallend übereinstimmt, aber einen vertikal gesenkten Kopf hat. Augen zu entdecken war mir anfangs unmöglich; denn was bei schwächerer Vergrößerung die Augen zu sein schienen, erwies sich bei stärkerer Vergrößerung nur als die erhabenen, grob gekörnten Wülste des Innen- und Oberrandes der Fühlergruben. Endlich fand ich jedoch wirkliche, stark reduzierte, aber deutlich facettierte, fast linienförmig schmale Augen oberhalb jener Wülste am Hinterrande des Kopfes. GESTROS Angabe »oculi elongati, subreniformes, valde inter se distantes« kann somit auch auf die vorliegende Art Anwendung finden, wenngleich bei ihr die Augen stärker rückgebildet, fast rudimentär sind. Die Abbildung, welche GESTRO 1911 von *Euglyptonotus Magrettii* gab, zeigt wegen des aufgebogenen Kopfes einen von dem ESCHERICHschen Tier völlig verschiedenen Habitus; hierauf ist jedoch kein weiteres Gewicht zu legen, da der Kopf auch bei *Euglyptonotus Magrettii* in natürlicher Stellung wahrscheinlich nicht vorgestreckt, sondern vertikal ist. Ja, ich wäre sogar geneigt gewesen, beide Arten für identisch zu halten, wenn nicht GESTRO, dem ich die Photographie des ESCHERICHschen Tieres einsandte, sie für sicher verschieden erklärt hätte. Ich nenne daher die neue Art nach ihrem Entdecker *Euglyptonotus Escherichi* (Taf. V, Fig. 8, 8a).

Sie unterscheidet sich von *Euglyptonotus Magrettii* durch das stärker gewölbte, am Vorderrand breitere Halsschild, sowie durch die Fühlerbildung. Bei beiden Arten sind zwar die Fühler relativ kurz und seitlich zusammengedrückt, gegen die Spitze allmählich erweitert, das

[1] Un nuovo genere di Rhysopaussidae (Ann. Mus. Civico Genova. XL, p. 743—748). [2] Ibidem XLV. p. 7.

Endglied breit abgestutzt. Aber bei *E. Magrettii* ist das zweite Glied relativ länger, cylindrisch; das dritte bis zehnte ist innen winklig vorgezogen und das Endglied ist kaum größer als das vorhergehende. Bei *Escherichi* dagegen ist das zweite Glied viel kürzer, stark quer, doppelt so breit wie lang; die folgenden Glieder sind nach innen kaum vorgezogen, stumpf gerundet; das zehnte Glied ist dreimal breiter als lang, sehr stark quer; das Endglied (elfte Glied) ist doppelt so lang wie das vorhergehende, quer-rechteckig, nur um die Hälfte breiter als lang.

Während myrmecophile Blattodeen schon lange bekannt waren, namentlich aus der bei den Blattschneiderameisen des neotropischen Gebietes wohnenden Gattung *Attaphila*, kannte man lange noch keine termitophilen Arten dieser Unterordnung. Erst 1907 beschrieb Rob. Shelford in den Ergebnissen der Sjöstedtschen Kilimandjaro-Meru-Expedition (XVII, 2, S. 42 und Taf. III, Fig. 1—2) eine *Sphecophila termitum*[1] als Gast von *Termes bellicosus* aus Kibonoto[2]. Die übrigen Arten dieser Gattung sind Raumparasiten von Sphegiden,und es ist um so merkwürdiger, daß dieselbe auch Termitophilen umschließt.

In dem mir von Zimmer übersandten Material der »Akad. Studienfahrt nach Ostafrika«, VII—X, 1910, findet sich unter den *Bellicosus*-Gästen von Moschi am Kilimandjaro ebenfalls eine Blattide als Imago und Larve in mehreren Exemplaren. Diese Art ist jedoch nicht eine *Sphecophila*, sondern — nach Rob. Shelfords Bestimmung, dem ich sie zusandte — *Ceratinoptera variabilis* Shelf. Sie war bereits von Sjöstedt 1905 zu Kibonoto am Kilimandjaro in größerer Anzahl entdeckt und dann von Shelford unter den Blattodeen der Sjöstedtschen Expedition (S. 24) beschrieben worden. Da Sjöstedt von ihrem Vorkommen bei Termiten nichts erwähnt, dürfte es sich bei dem Zimmerschen Funde vielleicht nur um eine zufällige Termitophilie handeln, wie auch Shelford mir schreibt. Weitere Forschungen werden dies wohl bald klar stellen. Da Shelford keine Abbildung von *Ceratinoptera variabilis* gegeben hat, füge ich auf Taf. VI, Fig. 15 die Photographie einer Imago aus dem Zimmerschen Material bei.

Ich gebe nun eine Übersicht der von der »Akademischen Studienfahrt nach Ostafrika« zu Moschi (Kilimandjaro) in einem *Termes bellicosus*-Bau gefundenen Termitophilen.

1) *Microtermes incertus* Hag. (Siehe oben S. 77). (Gast- bzw. Diebstermite.)

[1] Shelford schreibt »termitium«, was nur als Druckfehler zu betrachten ist.
[2] Sjöstedt hatte die Freundlichkeit, mir die Type zur Ansicht zu senden.

2) *Mirotermes bellicosi* Wasm. n. sp.[1]. (Wahrscheinlich ebenfalls Gast- oder Diebstermite.)
3) Larven von *Glyptus punctulatus* Chaud. (Siehe oben S. 77.)
4) Imagines und Larven einer Blattide (*Ceratinoptera variabilis* Shelf.). (Siehe oben S. 84.)
5) Eine Gryllidenlarve (ob termitophil?).
6) Eine unbekannte Lepidopterenlarve (ob termitophil?).
7) Ein größerer, mit *Porcellio* und *Lucasius* verwandter Isopode (ob termitophil?).
8) Ein sehr kleiner, bei *Microtermes incertus* lebender Isopode.
9) Mehrere Gattungen und Arten von *Araneina*, von einer Art zahlreiche Pulli.
10) Ein Exemplar des kleinen Carabiden *Blechrus minutulus* Goeze, sicher nur zufällig bei Termiten. Ein Exemplar derselben Art erhielt ich auch aus einem Bau von *Termes vulgaris* Havil. aus Natal (G. D. Haviland!). *Blechrus minutulus* Goeze und *maurus* Sturm kommen auch in Europa häufig vor und zwar nicht selten gelegentlich bei Ameisen.

3. Zur Kenntnis der Gäste von Termes natalensis Havil.

(Hierzu Taf. V, Fig. 1 u. Taf. VI, Fig. 9.)

Ein Verzeichnis der bisher bekannten Gäste dieser in ganz Afrika weit verbreiteten Termite (Taf. VI, Fig. 9) habe ich kürzlich (Zur

---

[1] *Mirotermes bellicosi* Wasm. n. sp.

Soldat. Totallänge 4,5 mm, Kopf mit Mandibeln 3 mm. Mit *Mirotermes* (»*Eutermes*«) *hospes* Sjöst. nahe verwandt, aber mit viel dickerem, breiterem Kopf, der nur wenig länger als breit und nicht rechteckig, sondern fast oval ist (mit gerundeten Ecken), von der Seite würfelförmig, relativ sehr hoch, nur um $^1/_3$ länger als hoch (bei *hospes* ist der Kopf fast doppelt so lang wie breit, rechteckig). Der Stirnwulst über dem abschüssigen Teile der Stirn ist nur sehr niedrig, keine Nase bildend, die von einem gelben Borstenkranze umgebene Fontanellgrube deutlich unterhalb des Wulstes gelegen. (Dadurch bildet diese Art einen Übergang zwischen *Mirotermes* Wasm. u. *Cubitermes* Wasm.) Die Mandibeln von Kopfeslänge, stabförmig, zweimal schwach gebogen wie bei M. *hospes*. Oberlippe nicht länger als breit, nicht rechteckig, sondern nach vorn hin gerundet erweitert (bei *M. hospes* rechteckig, länger als breit); die beiden Spitzenausläufer (Zinken der Gabel) relativ breit und kurz, spitz dreieckig. Vorderrand des Prothorax tief ausgeschnitten. Fühler 14-gliedrig wie bei *M. hospes*.

Arbeiter. 4 mm., sehr ähnlich jenem von *M. hospes*, aber mit 14 gliedrigen Fühlern.

1 Soldat und über 1 Dzd. Arbeiter aus einem *bellicosus*-Bau von Moschi lagen vor.

Kenntnis der Termiten und Termitengäste vom Belgischen Congo, Rev. Zool. Afric. I., fasc. 1 u. 2, 1911, S. 97) gegeben, mit Beschreibung einer neuen bei ihr lebenden Staphylinidengattung (*Termitolinus natalensis*).

Als Nachtrag dazu ist *Cathartus advena* Waltl zu erwähnen, eine kosmopolitische Art, die durch den menschlichen Handelsverkehr weit verschleppt wurde. Ich erhielt diesen Cucujiden aus einem Hügelneste von *Termes natalensis* aus Sankuru, unterer Congo (E. Luja! 1904). Als »Termitengast« ist er nicht zu betrachten, ebensowenig wie z. B. *Nausibius clavicornis* Kugel, als Meliponengast anzusehen ist, obwohl er durch H. v. Ihering in Rio Grande do Sul in Nestern von *Trigona ruficrus* Ltr. zahlreich gefunden wurde.

Eine sehr interessante Bereicherung unsrer Kenntnis der Gäste von *T. natalensis* verdanken wir Sr. Kgl. Hoheit Prinzen Georg v. Bayern, welcher in Hügelbauten dieser Termite bei Groot-Fontain (D. S. W.-Afrika) am 12. Juli 1909 drei Exemplare von *Termitobia physogastra* Wasm. fand. Dieser Termitengast ist die größte physogastre Aleocharine, die bisher bekannt wurde. Sie ist 1891 von mir beschrieben worden (Verh. Zool. Bot. Ges. Wien, S. 647—651 und Taf. VI, Fig. 1—15) aus Hügelbauten von *Termes bellicosus* Smeathm. vom Voltafluß (Goldküste, W.-Afr.). *Termes natalensis* ist sowohl morphologisch als auch biologisch sehr nahe verwandt mit *bellicosus* und bietet sogar manche Übergänge zu letzterem. Es kann daher nicht befremden, daß *Termitobia physogastra* auch bei *T. natalensis* vorkommt, obwohl die physogastren Aleocharinen sonst bezüglich ihrer Wirtstermite streng spezialisiert und monophil zu sein pflegen.

Die Typen von *Termitobia physogastra* befinden sich im Kais. Hofmuseum in Wien und in meiner Sammlung. Ich gebe anbei (auf Taf. V, Fig. 1) eine Photographie meiner Type[1]. Die vom Prinzen Georg v. Bayern bei *T. natalensis* gefundenen Exemplare befinden sich in der zoologischen Sammlung des Staates in München. Ich konnte trotz sorgfältiger Vergleichung mit meiner Type keine Unterschiede bemerken. Eines der Münchener Exemplare wurde mir von Baron v. Rosen am Zoolog. Institut daselbst freundlichst überlassen, wofür ich ihm hiermit meinen Dank ausspreche.

Ein neuer *Termitopulex* aus Natal.

Die Aleocharinengattung *Termitopulex* wurde von Fauvel 1899 (Rev. d'Entom. p. 37) beschrieben. Sie ist durch sehr schlanke Ge-

[1] Der fehlende eine Fühler, ein Oberkiefer und die unteren Mundteile sind als Kanadabalsampräparat konserviert.

stalt bei verdicktem und hochgewölbtem Hinterleibe, sehr lange Fühler und borstige Behaarung ausgezeichnet. FAUVEL beschrieb daselbst eine Art, *T. grandicornis*, aus Abyssinien, von RAFFRAY »in einem Termitenneste« entdeckt. In meiner Sammlung befindet sich schon seit 12 Jahren eine zweite Art, welche von FAUVEL, dem ich sie zur Ansicht gesandt hatte, als zu dieser Gattung gehörig bezeichnet wurde. Ich gebe hier ihre Beschreibung:

Termitopulex natalensis n. sp.

Totus piceus, fuscosetosus, nitidus, vix punctatus, praeter puncta setigera, corporis anterioris setis brevioribus et erectis, setis abdominalibus longioribus et recurvis, ano dense longeque setoso. Antennae art. 2° plus duplo breviore 1° (articuli ceteri desunt). Caput latitudine haud longius, impunctatum, fronte haud impressa sed plana. Prothorax capite latior, longitudine triente latior, subconvexus, lateribus rotundatis basin versus magis angustatis quam apicem versus, angulis posticis obtusis sed distinctis, marginatus, prope marginem lateralem anguste sulcatus. Elytra thorace vix latiora, ad suturam thorace breviora, ad apicem conjunctim emarginata, subtilissime vix visibiliter punctata. Abdomen perlongum et perconvexum, conicum, marginatum, basi elytris paulo latius, subtiliter parceque punctatum, sine punctis majoribus in margine segmentorum. — 3 mm.

Unterscheidet sich von *T. grandicornis* Fvl. (Revue d'Entom. 1899, p. 38) durch bedeutendere Größe, dunklere, einfach pechbraune Färbung, die verschiedene Fühlerbildung (bei *grandicornis* ist das zweite Glied nur um ein Drittel kürzer als das erste), durch den kürzeren Kopf, die verschiedene Form des Halsschildes, namentlich durch die tiefe, schmale, seitliche Randfurche desselben, die kürzeren Flügeldecken, den fast unpunktierten Hinterleib usw.

Ein Exemplar mit stark verstümmelten Fühlern lag vor aus einem Bau von *Termes natalensis* Havil., Natal, 4000 Fuß Meereshöhe, 3. Juni 1898, G. D. HAVILAND! (In meiner Sammlung).

4. Zwei neue physogastre termitophile Aleocharinengattungen aus Afrika.

(Hierzu Taf. V, Fig. 2 u. 3).

Nachdem ich soeben in der Arbeit »Zur Kenntnis der Termiten und Termitengäste vom Belgischen Congo«[1] zwei neue physogastre Aleocharinengattungen (*Termitopaedia* und *Termitella*) beschrieben habe,

[1] Revue Zoologique Africaine, Vol. I, fasc. 1—2, 1911.

gebe ich hier die Beschreibung zweier andrer neuer Gattungen, deren eine aus dem ehemaligen Oranje-Freistaat, die andre aus Erythraea stammt. Die erstere befand sich schon 10 Jahre in meiner Sammlung, ohne daß ich zur Beschreibung derselben gekommen wäre. Die Zahl der bisher beschriebenen physogastren termitophilen Aleocharinengattungen hat hiermit 24 erreicht.

Termitotecna[1] n. gen. *Aleocharinorum.*

(Taf. V, Fig. 2, 2*a*—*c*.)

Im Habitus mit *Termitana* Fairm. aus Madagaskar verwandt[2], aber namentlich durch die Tarsenbildung, die Fühlerbildung und die Gestalt der Flügeldecken völlig verschieden.

	Termitana:	*Termitotecna*:
Fühler	schlank, den Hinterrand der Flügeldecken überragend, das erste Glied kaum verdickt.	kurz und dick, den Hinterrand der Flügeldecken nicht erreichend, das erste Glied doppelt so dick wie die folgenden.
Flügeldecken	viel breiter als das Halsschild, nach hinten divergierend, an der Naht und neben dem Außenrand tief längsgefurcht.	nur so breit wie das Halsschild, parallelseitig, stark gewölbt.
Tarsen	der Vorderfüße 4gliedrig, das erste Glied nicht länger als das folgende, der Mittel- u. Hinterfüße 5gliedrig, mit verlängertem ersten Glied.	an allen Füßen 5gliedrig, mit verlängertem ersten Glied. (Fig. 2c).

Der Hinterleib ist bei *Termitotecna* fast doppelt so breit wie der Vorderkörper, fast parallelseitig, kaum aufgebogen, mit breitem, aber wenig erhabenem Seitenrande. Die Vorder- und Mittelhüften berühren sich, die hinteren sind weit voneinander getrennt. Die Tarsen tragen zwei kräftige, einfache, gebogene Klauen.

Mundteile: Oberkiefer kurz und kräftig, einfach. Oberlippe seitlich gerundet, vorn in der Mitte schwach ausgerandet. Die Unterkieferladen (Fig. 2b) sind ziemlich kurz, die innere etwas kürzer als die äußere und gegen die Spitze bedornt. Kiefertaster (Fig. 2b) kräftig, viergliedrig[3], namentlich das dritte Glied stark verdickt, das vierte lang kegelförmig zugespitzt, nur halb so lang wie das dritte. Die

[1] τέκνον, Kind.

[2] Mit den von FAIRMAIRE erhaltenen Cotypen verglichen.

[3] Nach der bisher (bei ERICHSON, KRAATZ usw.) üblichen Zählung, bei welcher das kleine Basalglied mitgezählt wird.

Unterlippe (Fig. 2b) besitzt seitlich gerundete, nicht beborstete Paraglossen, welche nur bis zur Basis der Zunge reichen. Lippentaster dreigliedrig, das erste Glied stark verdickt, kaum länger als breit, das zweite und dritte viel schmäler und kürzer, zusammen nur so lang wie das erste Glied; das zweite Glied ist fast kugelförmig, das dritte von der Länge des zweiten, aber äußerst schmal cylindrisch. Die Zunge ist schmal und kurz, tief zweilappig wie bei *Myrmedonia.*

Termitotecna Braunsi n. sp.

(Taf. V, Fig. 2, 2*a.*)

Brunneotestacea, nitida, setosa, capite thoraceque nigris, elytris, antennis pedibusque brunneis. Caput transversum, haud liberum, impunctatum, fronte deplanata et subtruncata. Oculi magni, prominentes. Antennae elytrorum apicem haud attingentes, rectae, crassae, articulis inter se approximatis, 1° subclavato, latitudine longiore, 2° tenuiore, vix oblongo, 3—10 quadratis, sensim crassioribus, 11° conico, tribus praecedentibus unitis vix breviore. Prothorax capite latior, longitudine fere duplo latior, lateribus rotundatis, angulis anticis subrectis, depressis, posticis omnino rotundatis; convexus, impunctatus, disco in basi media foveolato. Elytra thoracis latitudine et longitudine, convexa, impunctata. Abdomen inflatum, marginatum, apice tantum attenuatum, impunctatum. Pedes validi, posteriores abdomine breviores. Long. 3 mm, lat. abd. 1,3 mm.

Zwei Exemplare lagen vor, von Dr. Hans Brauns in einem Hügelneste von *Termes transvaalensis* Sjöst. (*tubicola* Wasm. i. l.) bei Bothaville, Oranje-Freist. 1899, entdeckt. Ich benenne die Art zu Ehren des Entdeckers. Die Photographien (Taf. V, Fig. 2 u. 2a) geben ein anschauliches Bild des Tieres und zeigen zugleich, daß die Mikrophotographie nicht bloß sogenannte Umrißbilder zu liefern imstande ist.

Idiogaster[1] n. g. *Aleocharinorum.*

(Taf. V, Fig. 3, 3*a.*)

Mit *Xenogaster* Wasm. (Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien, XLI, 1891, S. 651 und Taf. VI, Fig. 16—24) aus Brasilien in der Körperform und namentlich in der Fühlerbildung ähnlich. Es handelt sich jedoch um bloße Convergenz, da *Xenogaster* sämtlich fünfgliedrige Tarsen und ein ganz anders gebildetes Halsschild hat. Näher ist die Verwandtschaft mit der Gattung *Termitella* Wasm. vom Belgischen Congo

[1] ἴδιος, eigentümlich, γαστήρ, Bauch.

(Revue Zool. Africaine, I., 1911, p. 170) durch die nur viergliedrigen Tarsen und durch die auffallende Erweiterung eines der letzten Dorsalsegmente des Hinterleibes. Die Unterschiede zwischen beiden Gattungen sind:

	Termitella:	*Idiogaster*:
Kopf	geneigt, fast unter das Halsschild zurückgezogen, der Hinterrand desselben vom concaven Vorderrand des Halsschildes ganz umgeben.	frei, nur in der Mitte den convexen Vorderrand des Halsschildes berührend.
Gekniete Fühler	mit schwach verlängertem ersten Glied.	mit schaftförmig verlängertem ersten Glied.
Halsschild	quadratisch, die ganze Scheibe eingedrückt, mit erhöhtem Rand.	stark quer, nur die Mitte der Scheibe eingedrückt, ohne erhöhten Rand.
Flügeldecken	nur so lang und so breit wie das Halsschild.	breiter und viel länger als das Halsschild.
Hinterleib	schwach aufgerichtet u. schwach verdickt, nur um die Hälfte breiter als der Vorderkörper. Das vorletzte Dorsalsegment sehr groß, nach vorn erweitert, glänzend.	stark aufgerichtet und stark verdickt, doppelt so breit wie der Vorderkörper. Das letzte Dorsalsegment sehr groß, nach vorn erweitert, mattglänzend.

Idiogaster Escherichi n. sp.

(Taf. V, Fig. 3, 3*a*.)

Testacea, nitida praeter caput opacum et abdomen subnitidum, abdominis apice tantum et pedibus dense setosis. Caput transversum, dense coriaceum, fronte deplanata, oculis permagnis. Antennae dimidio corpore haud breviores, valde geniculatae, art. 1° longo, scapiformi, 2°—5um latitudine duplo longioribus, ceteris brevioribus, latitudine vix dimidio longioribus, 11° paulo tantum longiore 10°. Prothorax capite latior, longitudine duplo latior, politus, disco late impresso, angulis anticis rotundatis, posticis obtusis, lateribus paulo sinuatis et basin versus angustatis. Elytra thorace fere duplo latiora, polita. Abdomen valde inflatum, erectum, supra concavum, late marginatum, articulo ultimo dorsali permagno, fere disciformi. Pedes graciles, setosi, tarsorum posticorum art. 1° elongato, omnium articulo ultimo valido, unguiculis binis longis et recurvis, basi dentatis, instructo. Long. corp. 1,5 mm, lat. abdominis 1 mm.

Bei Oberansicht sehen die Tarsen unter dem Mikroskop täuschend fünfgliedrig aus, indem das lange Endglied in der Mitte zwei Borsten

trägt; bei Seitenansicht erkennt man jedoch, daß das Endglied ungeteilt ist und den Borsten keine Einschnürung entspricht.

Ich benenne die Art zu Ehren des Entdeckers, Herrn KARL ESCHERICH. Er berichtet darüber Folgendes in seinen Tagebuchnotizen (Nr. 29) aus Erythraea: »Urwald Dongola, 31./3. 06. Ameisen und Termiten in Freundschaft. Unter Stein. Ein zusammengesetztes Nest von Ameisen und Termiten (*Acantholepis carbonaria* Em. Var. *erythraea* For., von FOREL bestimmt, und *Eutermes rapulum* SJÖST., von N. HOLMGREN bestimmt), mit physogastren Staphylinen und Pselaphiden[1]. Die Termiten und der physogastre Staphyline wurden von den Ameisen nicht angegriffen; bei Begegnung und Berührung mit den Fühlern nicht die geringste feindliche Reaktion.«

Daß *Idiogaster* als Gast zu den Termiten gehörte, *Clavigerodes* dagegen zu den Ameisen, ist ohne weiteres selbstverständlich.

Es sei hier noch aufmerksam gemacht auf die Analogie, die im Habitus zwischen der neotropischen Gattung *Xenogaster* und den afrikanischen Gattungen *Idiogaster* und *Termitella* besteht. Sie bekundet sich hauptsächlich in den geknieten Fühlern, dem eingedrückten Halsschild und dem senkrecht aufgerichteten Hinterleib. Es handelt sich hierbei um Convergenzerscheinungen infolge ähnlicher Lebensweise, indem alle drei Gattungen bei *Eutermes*-Arten leben.

5. Die Termitodiscinae, eine neue Unterfamilie der Staphyliniden.

(Hierzu Taf. V, Fig. 4 u. 5.)

Die zum Trutztypus der termitophilen Staphyliniden gehörige scheibenförmige Gattung *Termitodiscus*, deren Kopf so vollkommen unter das Halsschild zurückgezogen ist, daß er ganz auf der Unterseite desselben, und zwar vom Vorderrande des Halsschildes entfernt, liegt, kann wegen dieser morphologischen Eigentümlichkeit nicht zur Unterfamilie der Aleocharinen gestellt werden, wo ich sie 1899 unterbrachte, sondern muß eine eigne Unterfamilie der Staphyliniden bilden. Durch die Lage des Kopfes auf der Unterseite des Halsschildes nähert sie sich der Unterfamilie der Cephaloplectinae (Xenocephalinae), welche dem Trutztypus der neotropischen dorylophilen Staphyliniden angehören. Sie unterscheidet sich von letzteren folgendermaßen:

I. Cephaloplectinae: Kopf nicht ganz auf die Unterseite gerückt, der Hinterrand desselben von oben noch sichtbar, die Stirn stark

---

[1] Es handelt sich um *Clavigerodes Escherichi* Wasm. n. sp. siehe unten im 10. Teil dieser Arbeit S. 104.

gewölbt und in einem stark gekrümmten Bogen, der einem spitzen Winkel entspricht, auf die Unterseite herabgebogen, wo der schnauzenförmige Mund und die platten, kurzen Fühler liegen. Fühler elfgliedrig.

II. Termitodiscinae: Kopf ganz auf die Unterseite des Halsschildes gerückt, vom Vorderrande desselben durch einen breiten Halsschildsaum getrennt, Mund nicht schnauzenförmig verlängert. Fühler zehngliedrig.

Die Termitodiscinae umfassen bisher zwei Gattungen, die sich folgendermaßen unterscheiden:

1. Fühler sehr kurz und breit, abgeplattet, ganz unter dem Halsschild verborgen: *Termitodiscus* Wasm. (Deutsch. Entom.-Zeitschrift 1899, S. 147).
2. Fühler schlank, spindelförmig, unter dem Halsschilde hervorragend: *Discoscenus* Wasm. (Zool. Jahrb. Suppl. VII, 1904, S. 655).

Erstere Gattung zählt bislang zwei ostindische und drei afrikanische Arten, letztere zwei ostindische Arten.

Es ist jedenfalls von hohem Interesse, daß zwischen dem Trutztypus der dorylophilen Cephaloplectinae und der termitophilen Termitodiscinae eine so auffallende Analogie besteht. Da, wie ich schon früher[1] gezeigt habe, sowohl in Ostindien (in der Gattung *Doryloxenus*) als auch in Afrika (in der Gattung *Pygostenus*) dorylophile Staphyliniden vom Trutztypus der *Pygostenini* von der myrmecophilen zur termitophilen Lebensweise übergegangen sind, so ist wohl auch die Vermutung nicht von der Hand zu weisen, daß zwischen dem Trutztypus der Cephaloplectinae und der Termitodiscinae ebenfalls mehr als bloße Convergenz bestehe. Näher auf diese Frage hier einzugehen, für welche ich bereits eine Reihe von Anhaltspunkten gesammelt habe, halte ich noch für verfrüht, zumal mir kürzlich ein von Herrn Dr. Prell (Marburg) bei einer ungenannten Termite in Buika am Panganifluß (D.-O.-Afr.) entdeckter Staphylinide des Trutztypus

[1] Die phylogenetische Umbildung ostindischer Ameisengäste in Termitengäste (Compt. Rend. VI. Congr. Int. Zool., Bern 1904, S. 436—448); Zur Kenntnis der Gäste der Treiberameisen und ihrer Wirte (Zool. Jahrb. Suppl. VII. 1904) S. 651—655; Die moderne Biologie und die Entwicklungstheorie, 3. Aufl. 1906, S. 355—365; Beispiele rezenter Artenbildung bei Ameisengästen und Termitengästen (Festschr. f. Rosenthal, 1906 und Biol. Centralbl. XXVI, Nr. 17 u. 18), S. 52 (594); Zur Kenntnis der Termiten u. Termitengäste vom belg. Congo (Revue Zool. Afric. 1911, fasc. 1 u. 2), S. 109 u. 160—161.

zugesandt wurde, der den Cephaloplectinae sehr nahe zu stehen scheint, leider jedoch wegen starker Beschädigung des Tieres einstweilen nicht beschreibbar ist. Es dürfte daher hier genügen, die Aufmerksamkeit der Forscher auf dieses interessante Vorkommnis zu lenken.

Bisher sind folgende *Termitodiscus*-Arten bekannt:

Ostindien:

1) *T. Heimi* Wasm. (Deutsch. Ent.-Zeitschr. 1899, S. 147); bei *Termes obesus* Ramb. und subsp. *wallonensis* Wasm., Vorderindien (Taf. V, Fig. 4).
2) *T. Escherichi* Wasm. (Escherich, Termitenleben auf Ceylon, 1911, S. 231); bei *Termes Redemanni* Wasm.; Ceylon.

Afrika:

3) *T. splendidus* Wasm. (Deutsch. Ent.-Zeitschr. 1899, S. 401); bei *Termes vulgaris* Havil.; Natal. (Taf. V, Fig. 5.)
4) *T. bellicosi* Silv. (Redia III. fasc. 2, 1905, S. 348); bei *Termes bellicosus* Smeathm.; Erythraea.
5) *T. Braunsi* Wasm. n. sp.; bei *Termes transvaalensis* Sjöst. (*tubicola* Wasm. i. l.); Bothaville, Oranje-Freist. 1906, Dr. Brauns!.

Termitodiscus bellicosi Silv. ist mir leider nicht in Natura bekannt, und die Beschreibung Silvestris läßt, was die Vergleichspunkte mit den schon beschriebenen Arten anlangt, manches zu wünschen übrig. Aus der Größenangabe des Tieres, aus der Abbildung der Fühler und des ganzen Tieres, sowie aus der Angabe, daß die Flügeldeckenscheibe kahl ist, glaube ich jedoch hinreichende Anhaltspunkte zu haben, um auch diese Art in die Bestimmungstabelle einzureihen.

Tabelle der *Termitodiscus*-Arten.

a. Die ganze Oberseite dicht mit kurzen, steifen, gelben, nach rückwärts gerichteten, anliegenden Börstchen besetzt. Körperform breiter, Hinterleib kürzer. Ostindische Arten . . . . b.

a′. Wenigstens das Halsschild kahl und poliert. Körperform schmaler, Hinterleib schlanker. Afrikanische Arten c

b. Größer, 1,2—1,5 mm lang, 0,6—0,8 mm breit. Pechbraun mit helleren Rändern. Fühlerkeule mehr spindelförmig, gegen die Basis und die Spitze fast gleichmäßig verengt, wenigstens $2^1/_2$mal so lang wie breit, mit der größten Breite nahe der Mitte. Letztes (zehntes) Fühlerglied nach vorn einseitig schräg zugespitzt.

T. Heimi Wasm. (Taf. V, Fig. 4).

b′ Kleiner, 1 mm lang und 0,5 mm breit. Heller gefärbt, Scheibe des Halsschildes gelbbraun. Fühlerkeule mehr keulenförmig, nach der Basis viel stärker verengt, nur zweimal so lang wie breit, mit der größten Breite nahe der Spitze. Letztes (zehntes) Fühlerglied oval, die Seiten nach vorn gleichmäßig gerundet . . . . *T. Escherichi* Wasm.

c. Flügeldecken und Hinterleib mit anliegenden gelben Börstchen besetzt. Fühlerkeule sehr kurz und breit, scharf abgesetzt, gegen die Spitze stark erweitert. Letztes Fühlerglied etwas breiter als lang, fast dreieckig. Pechbraun, Hinterleib heller, Halsschild gelb gerandet. Kleinste und schmalste Art, 1 mm lang und 0,4 mm breit. *T. splendidus* Wasm. (Taf. V, Fig. 5).

c′. Flügeldecken kahl, nur am Rande mit Börstchen besetzt. Hinterleib mit anliegenden gelben Börstchen. Fühlerkeule lang, nicht scharf abgesetzt, gegen die Spitze allmählich erweitert. Letztes Fühlerglied um die Hälfte länger als breit, oval. Pechbraun, Hinterleib gelbbraun. Größte Art, 1,8 mm lang und 1 mm breit . . . . *T. bellicosi* Silv.

c.″ Flügeldecken und Hinterleib ohne anliegende, kurze, gelbe Börstchen, dafür mit längeren, aufrechten, gelben Börstchen spärlich besetzt. Fühlerkeule breiter, stärker abgesetzt. Das letzte Fühlerglied so lang wie breit, zugespitzt. Schwarzbraun, Hinterleib nur an der Spitze heller, Halsschild schmal gelb gerandet. Mittelgroße Art, 1,5 mm lang und 0,6 mm breit . . . . . . *T. Braunsi* n. sp.

6. Eine neue termitophile Myrmedonia aus Südafrika.

Myrmedonia (*Rhynchodonia*) *Reicherti* Brauns i. l. n. sp.

(Hierzu Taf. V, Fig. 7.)

Rufa, parallela, nitida, capite et dimidio posteriore abdominis (segm. 3—6) nigris, elytris apicem versus infuscatis; parce breviterque pilosa. Caput transversum, thoracis latitudine, ore producto, nitidum, subtilissime alutaceum et subtiliter punctulatum. Oculi magni, prominentes. Antennae graciles, compressae, elytrorum apicem fere attingentes, subserratae, apicem versus attenuatae; art 2° brevi, 3° elongato, 4° quadrato, 5—10 triangularibus, haud transversis, longitudine

aequalibus et latitudine sensim decrescentibus, 11° elongato-conico, duobus praecedentibus unitis longitudine aequali. Thorax haud transversus, subquadratus, angulis anticis rotundatis, lateribus basin versus sensim angustatis, margine postico cum angulis posticis rotundato; subtiliter marginatus, subtilissime alutaceus, parce subtiliter punctatus. Elytra thorace paullo longiora et dimidio latiora, alutacea, paulo fortius punctata. Abdomen parallelum, alte marginatum. Long. 7—8 mm.

Mas (Fig. 7): Fronte late et profunde impressa, subnitida. Abdominis segmento 1° et praesertim 2° dorsali sat dense et grosse punctatis, ceterum laeve. Abdominis segmenti 1^{i} dorsalis lateribus postice in spinam longissimam, deflexam, curvatam, compressam et apice rotundato-dilatatam prolongatis; segm. 5° et 6° subtiliter tuberculatis, 6^{i} margine postico exciso.

Fem.: Fronte convexa, nitidissima. Abdomen supra parce subtilissime punctatum, segmentis ultimis laevibus.

Diese schöne Art ist durch die einzig dastehenden männlichen Sexualcharaktere ausgezeichnet. Die Seitendornen befinden sich am ersten (nicht am zweiten wie sonst) sichtbaren Dorsalsegment, sind sehr lang, breit plattgedrückt, mit etwas auswärts gebogener Basis, dann wagerecht nach hinten den Seiten des Hinterleibes entlang verlaufend, dessen viertes Segment sie erreichen; ihre Spitze ist erweitert, gerundet und flachgedrückt, fast wie ein plattgedrückter Oberarmknochen oder Flintenkolben. Von oben betrachtet bilden die Seitendornen des ersten Dorsalsegments mit dem tief ausgebuchteten Hinterrande desselben ein sehr langgestrecktes Hufeisen. Nach der Bildung der Mundteile, von denen ich Präparate angefertigt, steht *Myrmedonia Reicherti* zwischen den subgenera *Rhynchodonia* Wasm. und *Glossacantha* Har., an erstere durch die Form der Zungenlappen sich anschließend, welche länger und schmäler gerundet sind als bei *Glossacantha*, während die vier stachelartigen Borsten auf jeder Spitze des Zungenlappens an letztere Untergattung erinnern. Durch den vorgezogenen Mund und die gesägten Fühler schließt sich die neue Art ebenfalls an *Rhynchodonia* an.

M. Reicherti wurde von Dr. Hans Brauns in größerer Zahl in den röhrenförmigen oberirdischen Bauten (»Schornsteinen«) von *Termes transvaalensis* Sjöst. (*tubicola* Wasm. i. l.) bei Bothaville (Oranje-Freist.) 1898 und 1899 gefunden.

7. Zwei neue Dinusa.

(Hierzu Taf. V, Fig. 6.)

Die myrmecophile Aleocharinengattung *Dinusa* Saulc. zählt nach Bernhauer[1] bisher neun Arten, darunter sieben aus dem Mittelmeergebiete, eine aus Abessinien[2] und eine aus Westafrika (Goldküste). Letztere, *Dinusa aethiopica* (Fvl. i. l.) Bernh. (1902, S. 101, Anm. 1) ist jedoch keine *Dinusa*, da die Vordertarsen nur viergliedrig sind. Sie ist, wie ein mir vorliegendes Exemplar vom Belgischen Congo zeigt, das von Fauvel selber als »*Adda aethiopica* Fvl« bestimmt wurde und das ich durch Bernhauers Güte mit der Type von *Dinusa aethiopica* Bernh. vergleichen konnte, identisch mit *Adda aethiopica* Fvl (Revue d'Entomol. 1900, p. 74), deren Beschreibung ich überdies noch verglichen habe. Bernhauers Irrtum ist daraus leicht begreiflich, daß Fauvel dieselbe Art erst als »*Dinusa aethiopica* Fvl i. l.« bezeichnete, später aber als eine verschiedene Gattung erkannte und als *Adda aethiopica* beschrieb.

Dinusa ist nahe verwandt mit *Piochardia* L. v. Heyden (*Oxysoma* Kr.), aber besonders durch die Fühlerbildung verschieden. Mir liegen zwei neue Arten vor, eine aus Tunesien (*Dinusa Santschii*) und eine aus Vorderindien (*D. Heimi*). Letztere Art ist besonders interessant, da *Dinusa* bisher aus Ostindien nicht bekannt war.

Bevor ich zur Beschreibung der neuen Arten übergehe, sei hier eine Übersicht über die bisher bekannten Wirtsameisen von *Dinusa* und *Adda* gegeben.

D. hierosolymitana Saulc. (*davidica* Saulc.). — Bei *Messor barbarus* L., Palästina. (Nach de Saulcy, Ann. Soc. Ent. Fr. 1864, p. 435—436.)[3]

D. jebusaea Saulc. — Bei *Messor barbarus* L. — Palästina. (Nach de Saulcy, l. c., S. 437.)

D. Heimi Wasm. n. sp. — Bei *Triglypothrix Walshi* For. Wallon, Ahmednagar-Distr., Vorderindien, P. J. B. Heim, S. I! — In meiner Sammlung.

---

[1] Siehe M. Bernhauer, Die Staphyliniden der paläarktischen Fauna. *Aleocharini*, II. Teil (Verh. Zool. Bot. Ges. Wien LII, 1902, Beiheft, S. 100ff).

[2] *D. myrmidon* Fvl. (Revue d'Entom. 1899, p. 34—35). Diese lebt nach Raffray in den Nestern von »*Termes*« (*Eutermes!*) *arborum* Smeathm., ist also termitophil, wenn nicht etwa ein aus Ameisen (*Pheidole* ?) und Termiten zusammengesetztes Nest vorlag.

[3] de Saulcys Angaben der Ameisennamen sind zwar nicht sehr zuverlässig; da er jedoch für drei seiner Arten (*hierosolymitana*, *davidica* und *jebusaea*) als Wirt *Aphaenogaster barbara* angibt, ist dieser Wirtsname wohl richtig.

D. Santschii Wasm. n. sp. (Taf. V, Fig. 6). — Bei *Pheidole pallidula* Nyl. — Tunesien, Dr. F. SANTSCHI! 1905. — In meiner Sammlung.

Adda aethiopica Fvl (*Dinusa aethiopica* Bernh.) — Bei *Pheidole punctulata* Mayr Var. (von EMERY bestimmt). — Station Romé bei Stanleyville, Belg. Congo, P. H. KOHL!, 13. Jan. 1904. — In meiner Sammlung.

Ich gebe nun die Beschreibung der beiden neuen Arten.

Dinusa Santschii n. sp.

(Taf. V, Fig. 6.)

1,6—1,7 mm lang, mit *D. angulicollis* Ab. die kleinste Art der Gattung, durch ihre sehr schlanken, dünnen, wirtelförmig behaarten Fühler ausgezeichnet, sowie durch den nicht punktierten, sondern namentlich in der vorderen Hälfte dicht längsgestrichelten Hinterleib. Nach BERNHAUERS Tabelle (1902, S. 101—102) mit *taygetana* Epph. verwandt, aber durch die noch schlankeren Fühler, deren vorletzte Glieder doppelt so lang wie breit sind, verschieden; das Endglied ist so lang wie die drei vorhergehenden Glieder zusammen, seitlich zusammengedrückt. Das Halsschild hat einen fast geraden Hinterrand, mit gerundeten, nicht vorgezogenen Hinterwinkeln, die Oberseite desselben ist bei starker Lupenvergrößerung sehr fein und dicht punktiert. Der Vorderkörper ist stark glänzend, der Hinterleib wegen der dichten, feinen Strichelung nur matt glänzend. Die Fühler überragen den Hinterrand der Flügeldecken. Färbung glänzend schwarz, mit dunkelrotbraunen Flügeldecken, die um die Hälfte länger als das Halsschild und fein gelblich behaart sind; Fühler und Beine sind schwarz. — Zwei Exemplare aus je einer Kolonie der Wirtsameise lagen vor. — Ich benenne die Art zu Ehren des Entdeckers, der um die Erforschung der Tunesischen Ameisenfauna sich hervorragende Verdienste erworben hat und mir auch eine große Anzahl Myrmecophilen sandte, die ich später zusammen bearbeiten werde.

Dinusa Heimi n. sp.

2,2 mm lang (etwas geschrumpft 2 mm), glänzend braun, auch die Fühler und Beine von derselben Färbung, nur der Kopf und ein verwaschener dreieckiger Schildchenfleck der Flügeldecken schwärzlich. Von sehr breiter, stark gewölbter und zugespitzter Gestalt, fein und ziemlich dicht und lang gelb behaart, auf dem Hinterleibe mit noch dichterer, gelber Behaarung. Die Fühler sind mittellang, die Mitte

der Flügeldecken erreichend, das Basalglied und das Endglied stärker verdickt. Das zweite Glied ist schmaler als das erste, aber bedeutend dicker als das dritte, ein wenig länger als breit; das dritte Glied ist sehr klein, nicht länger als breit, die folgenden ein wenig länger als breit und allmählich an Dicke beträchtlich zunehmend bis zum dicksten elften Gliede, welches lang kegelförmig und so lang wie die drei vorhergehenden zusammen ist. Kopf und Halsschild sind sehr fein und weitläufig punktiert. Das stark gewölbte Halsschild ist ungefähr dreimal so breit wie lang, gegen die Basis stark und fast geradlinig erweitert, die Hinterwinkel gerundet, nicht vortretend, der Hinterrand gerade. Die Flügeldecken sind gröber und dichter punktiert als das Halsschild, aber immerhin fein. Der Hinterleib ist mittelmäßig dicht punktiert, das vorletzte Segment jedoch dicht und grob punktiert.

Durch die Fühlerbildung, die dichte Punktierung des vorletzten Dorsalsegmentes und die Färbung von allen Verwandten leicht zu unterscheiden. — Nur ein Exemplar lag vor. — Ich benenne die Art zu Ehren des Entdeckers, der sich um die Erforschung der ostindischen Myrmecophilen und Termitophilen besonders verdient gemacht hat.

8. Ein neues myrmecophiles Genus der Staphylininae aus Brasilien.

(Hierzu Taf. VII, Fig. 16, a—c.)

Unter zahlreichen andern Gästen der im ganzen tropischen und subtropischen Amerika häufigen »Feuerameise« *Solenopsis geminata* F., die von Herrn J. P. Schmalz zu Joinville im Staate Santa Catarina 1901—02 gesammelt wurden, befindet sich eine in Gestalt und Färbung einem *Paederus* täuschend ähnliche neue Gattung der Staphylininae, die ich deshalb *Paederopsis* nenne. Die einzige Art, *P. myrmecophila*, liegt mir in sechs Exemplaren aus mehreren Kolonien jener Ameise vor (20. August 01; 23. Aug. 01; 5. Oktober 02, Nr. 2597).

Paederopsis n. g. *Staphylininarum*.

(Taf. VII, Fig. 16.)

Corporis habitu *Paedero* similis, sed antennarum insertione libera in margine anteriore frontis ad subfamiliam *Staphylininarum* pertinens. A genere *Paederomimus* Sharp longe aliena, cum quo solus color laetus congruit. Generi *Haematodes* Er. affinis, sed distincta antennarum forma, coxis mediis omnino contiguis etc.

Corpus cylindricum, convexum, *Holotrocho* subsimile. Antennae (Taf. VII, Fig. 16a) 11-articulatae, rectae, filiformes, apicem versus

attenuatae, basi (art. 1°) inflatae. Coxae omnes contiguae, femora compressa, tibiae spinulosae.

Oris partes: Mandibulae (Taf. VII, Fig. 16a) validae, latae, falciformes, in medio minute bidentatae, dente inferiore acuto, superiore truncato. Labrum in medio bidentatum et profunde bilobatum (Taf. VII, Fig. 16a). Palpi maxillares (Taf. VII, Fig. 16b) 4-articulati, art. 3° valido, apicem versus sensim inflato, 4° perbrevi, conico. Palpi labiales (Taf. VII, Fig. 16c) 3-articulati, art. 2° longiore et crassiore 1°, 3° longitudine 1^{i} sed anguste cylindrico. Maxillae (Taf. VII, Fig. 16b) breves, exterior perbrevis, late rotundata, fere disciformis, latitudine vix longior; interior dimidio longior exteriore[1], longe barbata. Labium (Taf. VII, Fig. 16c): paraglossae angustae, prominentes, ligulae apicem paulo superantes; ligula biloba, lobis brevibus et acuminatis, inter se longe distantibus.

Die Bildung sämtlicher Mundteile weicht von allen übrigen Gattungen der Staphylinini weit ab.

Paederopsis myrmecophila n. sp.

(Taf. VII, Fig. 16.)

Rufotestacea, elytrorum fascia utrimque obliqua et sutura nigris, nitida, abdomine subopaco, longe nigrosetosa, punctis setigeris magnis, capite supra et infra densius flavosetoso. Caput prothoracis latitudine, transversum, triangulare, subconvexum, margine postico recto, angulis posticis rotundatis; oculi parvi, haud prominentes, tempora pone oculos dimidio longiora oculis; puncta utrimque 5 inter oculos, biseriata (2, 3). Antennae (Taf. VII, Fig. 16a) thoracis marginem posteriorem haud attingentes, filiformes, apicem versus attenuatae; art 1° inflato, subclavato, ceteris valde angustis et versus antennarum apicem compressis; 3° paulo longiore 2° vel 4°, latitudine duplo longiore, art. 4°—10um sensim paulo longioribus, 4°—5um latitudine dimidio, 6°—7um duplo, 8°—10um triplo longioribus, 11° vix longiore 10°, compresso et acuminato. Prothorax transverso-quadratus, convexus, longitudine triente latior, angulis anticis rectis, posticis cum margine postico rotundatis, lateribus fere parallelis; disco utrimque biseriatim punctato (also mit vier Längsreihen borstentragender Punkte), medio disco laevi. Scutellum magnum, apice rotundatum. Elytra thoracis latitudine sed paulo longiora, quadrata, convexa, punctis setigeris seriatim instructa.

[1] Auf der Photographie (Taf. VII, Fig. 16b) ist der innere Lappen zufällig etwas zurückgebogen und seine Spitze vom äußeren bedeckt; deshalb erscheint er hier kürzer als er ist.

Abdomen cylindricum, vix marginatum, dense subrugose punctatum, segmento dorsali penultimo parcius et subtilius punctato, ultimo fere glabro. Long 5,5—6 mm.

Mas: Tarsis anticis dilatatis, segm. ventrali ultimo in medio obsolete impresso, apice subtruncato.

Jede Flügeldecke des lebhaft rotgelben Tieres trägt eine breite, von der Schulter schräg zur Mitte der Flügeldeckenspitze verlaufende schwarze Querbinde. Die Naht ist schmäler schwarz. Die schwarze Nahtlinie und die beiden Schrägbinden vereinigen sich in der Mitte des Hinterrandes der Flügeldecken.

In der Färbung, Skulptur und Behaarung dieses schönen Staphylininen zeigt sich sine zweifellose Nachahmung der Färbung, Skulptur und Behaarung seiner Wirtsameise *Solenopsis geminata*. Seine Größe entspricht derjenigen der größten Arbeiterinnen des Wirtes. Die aus Rot und Schwarz gemischte Färbung korrespondiert der rotbraunen Färbung des Wirtes. Die schwarzen Schrägbinden der Flügeldecken scheinen eine auf Täuschung des Gesichtssinnes berechnete Imitation der Ameisengestalt, die ja in der Mitte eingeschnürt ist, anzudeuten. Die Augen der Wirtsameise widersprechen dieser Erklärung nicht, da sie mittelgroß und mit etwa 50 Facetten ausgestattet sind. Die glatte Skulptur und eigentümliche Behaarung von *Paederopsis* dürfte als Element der Mimicry hauptsächlich auf den Fühlertastsinn der Ameise wirken, die ebenfalls glänzend glatt und genau ebenso behaart ist wie dieser Gast. Bei Seitenansicht beider tritt die Ähnlichkeit ihrer Behaarung, in Dichtigkeit, Länge und Verteilung des Haarkleides besonders auffallend hervor. Namentlich gilt dies von der Behaarung des Kopfes beider, welche dichter ist als auf dem übrigen Körper, und an Dichtigkeit, Länge und Stellung der Haare bei beiden äußerst ähnlich ist. Beim Käfer wie bei der Ameise ist der Kopf oben und unten dicht und lang gelb behaart, die Haare nach vorn gerichtet, während die Behaarung des übrigen Körpers spärlicher und etwas nach hinten gerichtet ist.

9. Übersicht der bisher bekannten Gäste von Solenopsis geminata F.

Da meine Sammlung ein reiches Material von Gästen dieser Ameise, hauptsächlich aus den Südstaaten Brasiliens, enthält, dürfte es zweckmäßig sein, hier eine Übersicht derselben zu geben. Eine Reihe von Arten ist noch unbeschrieben und wird hier nur provisorisch als n. sp. erwähnt.

Ich gebe die Übersicht nach den Fundgebieten.

I. Südamerika.

1. Coleoptera.

Staphylinidae:

Myrmecochara (*Euthorax*) *longicornis* Wasm. — Rio de Janeiro (P. BADARIOTTI!); S. Catarina (J. P. SCHMALZ!).
Myrmecochara Göldii Wasm. — Rio de Janeiro (A. GÖLDI!).
Myrmedonia apicicornis Wasm. — Rio de Janeiro (BADARIOTTI!).
» *geminata* Wasm. — Rio de Janeiro (A. GÖLDI!).
» *albonigra* Wasm. — Rio de Janeiro (A. GÖLDI!).
» *apicipennis* Wasm. — Rio de Janeiro (A. GÖLDI!).
» *nana* Wasm. — Rio de Janeiro (A. GÖLDI!).
» *Schmalzi* n. sp. — S. Catarina (SCHMALZ!).
Atheta, sechs Arten. — S. Catarina (SCHMALZ!) und Rio de Janeiro (A. GÖLDI!).
Ecitonilla (»*Myrmedonia*«) *gemmata* Wasm. — Rio Grande do Sul (P. A. SCHUPP!).
Oxypoda Schmalzi n. sp. — S. Catarina (SCHMALZ!).
Paederopsis myrmecophila Wasm. — S. Catarina (SCHMALZ!).
Myrmecosaurus myrmecophilus Holmgr. — Bolivia (N. HOLMGREN!).
» *solenopsidis* Wasm. — S. Catarina (SCHMALZ!).
Monista typica Sharp — Rio de Janeiro (A. GÖLDI!); S. Catarina (SCHMALZ!).

Pselaphidae:

Hamotus Emeryi Wasm. — S. Catarina (SCHMALZ!).

Ferner noch manche andre Coleopteren als zufällige Gäste, z. B. *Phelister haemorrhous* Mars., Aphodien usw.

2. Diptera, Phoridae.

Eine geflügelte kleine Phoride[1] gen?. sp.? — Rio Grande do Sul (SCHUPP!); S. Catarina (SCHMALZ!).

3. Rhynchota, Heteroptera.

Neoblissus parasitaster Bergr. (Fam. Lygaeidae) in allen Ständen, besonders häufig die kleinen roten, physogastren Larven. — Rio Grande do Sul (C. HEYER! GENSTERBLUM!).
Amnestus Dall., ähnlich *pusio* Stål (Fam. Cydnidae), die roten, physogastren Larven. — Rio de Janeiro (BADARIOTTI!).

[1] Verschieden von den unten folgenden, durch BRUES und SILVESTRI beschriebenen Phoriden.

Die Larven dieser beiden Heteropteren gleichen durch ihre Physogastrie auffallend Aphiden und werden gleich diesen von den Ameisen gepflegt. Eine Ameise hält noch in meiner Sammlung eine *Neoblissus*-Larve im Maul, um sie fortzutragen. Die, wie Dr. Aug. Reichensperger mir mitteilt, bei den Heteropterenlarven stark entwickelten Dorsaldrüsen dürften hier die Grundlage einer Trophobiose bilden. Die lebhaft rote Färbung, die bei den Larven dieser beiden myrmecophilen Heteropteren ebenfalls auffällt, ist, wie Reichensperger mir mitteilt, bei sehr vielen, auch nicht myrmecophilen Arten, namentlich bei Lygaeiden, vorhanden. Sie steht wohl ebenfalls mit den Dorsaldrüsen im Zusammenhang, die in diesem Falle der Myrmecophilie dienen.

4. Hymenoptera, Formicidae (kleine Gast- bzw. Diebsameisen).

Solenopsis Westwoodi For. var. (nach Emerys Bestimmung). — S. Catarina (Schmalz!).

Strumigenys Schmalzi Em.[1]. — S. Catarina (Schmalz!).

[*Brachymyrmex patagonicus* Mayr. var. — S. Catarina (Schmalz!). (Nur vereinzelt.)

Wasmannia auropunctata Rog. — S. Catarina (Schmalz!). (Nur vereinzelt.)]

Die beiden letzteren Arten sind nur als zufällige Gäste zu betrachten.

5. Thysanura, Lepismatidae:

Grassiella praestans Silv. — S. Catarina (Schmalz!).

II. Mittelamerika.

Coleoptera, Staphylinidae:

Apocellus myrmecobius Silv.[2]. — Mexiko (ex Silvestri).

Diptera, Phoridae:

Puliciphora incerta Silv. — Mexiko (ex Silvestri).

Acarina, Loelaptidae:

Apoloelaps mexicanus Silv. — Mexiko (ex Silvestri).

Diplopoda, Polydesmoidea:

Myrmecodesmus formicarius Silv. — Mexiko (ex Silvestri).

» *modestus* Silv. — Mexiko (ex Silvestri).

[1] Beschrieben von Emery in Bull. Soc. Ent. Ital. XXXVII. p. 169, Anmerkg.

[2] Wird in Silvestris Beschreibung nicht verglichen mit den myrmecophilen *Apocellus*-Arten Südamerikas.

III. Nordamerika.

Coleoptera:

Carabidae:

Anillus affabilis Brues. — Texas (ex Brues).

Staphylinidae:

Myrmecochara pictipennis Kr. — Jowa (E. A. Schwarz! in collect. Wasmann).

Scarabaeidae, Aphodiini:

Euparia castanea Serv. — Alabama (E. A. Schwarz! in collect. Wasmann).

Diptera, Phoridae:

Commoptera solenopsidis Brues. — Texas (ex Brues).

Hymenoptera, Pezomachidae:

Pezomachus texanus Cresson. — Texas (ex Brues).

10. Tabelle der Clavigerodes, mit Beschreibung zweier neuer Arten.

Die unsern *Claviger* unter den afrikanischen Clavigerinen zunächst stehenden Gattungen *Clavigeropsis* und *Clavigerodes* Raffr. sind bisher nur in je einer Art bekannt.

Voraussichtlich wird aber die Artenzahl in diesen Gattungen eine weit größere sein und auf analoge Unterschiede sich gründen, wie sie bei den so zahlreichen *Claviger* an der Südgrenze des paläarktischen Gebietes sich vorfinden. Einen Beleg hierfür lieferte mir das von Escherich in Erythraea 1906 gesammelte *Clavigerodes*-Material, das von zwei verschiedenen Arten der Wirtsameisengattung *Acantholepis* Mayr stammt. Ich fand hier zwei neue Arten, die sich von dem aus Abessinien stammenden, von Raffray bei einer andern *Acantholepis*-Art entdeckten *Clavigerodes abessinicus* unterscheiden. Das Zeisssche Binocularmikroskop leistete mir für den Vergleich dieser Formen vortreffliche Dienste. Ich gebe nun die Tabelle, mit der Beschreibung der neuen Arten.

a. Kopf mit zwei linearen, seichten Scheitelgrübchen. Letztes (fünftes) Fühlerglied doppelt so lang wie das vorletzte, gegen die Spitze kaum verdickt. Drittes und viertes Glied unter sich gleich lang, deutlich länger als breit:

1. *Clavigerodes abessinicus* Raffr.[1].
(Rev. Mag. Zool. 1877, p. 279.)

[Bei *Acantholepis simplex* For. (von Forel bestimmt), Abessinien.]

[1] Nach einem von Raffray samt Ameise mir übersandten Exemplar.

a′. Kopf mit zwei runden, tief eingestochenen Scheitelgrübchen . . . . b.

b. Letztes (fünftes) Fühlerglied um die Hälfte länger als das vorletzte, gegen die Spitze deutlich verdickt. Drittes Fühlerglied etwas kürzer als das vierte, kugelförmig, das vierte kaum länger als breit: 2. *Clavigerodes Raffrayi* n.sp. [Bei *Acantholepis capensis* Mayr. Ghinda, Erythraea, Escherich! 1906[1]].

b′. Letztes (fünftes) Fühlerglied nur um ein Drittel länger als das vorletzte, gegen die Spitze stärker verdickt. Drittes und viertes Fühlerglied unter sich gleichlang, deutlich länger als breit: . . 3. *Clavigerodes Escherichi* n. sp. [Bei *Acantholepis carbonaria* Em. var., *erythraea* For. Dongola, Erythraea, Escherich! 1906][2].

11. Ein neues Clavigerinen-Genus vom belgischen Congo.

(Hierzu Taf. VII, Fig. 17.)

P. Hermann Kohl, Congr. SS. C., Missionär am oberen belgischen Congo, entdeckte 1906 auf der Station St. Gabriel bei Stanleyville einige Clavigerinen als Gäste einer »kleinen, bissigen Ameisenart, welche ihre Cartonnester auf der Unterseite der Blätter verschiedener Pflanzen anbringt.« Die Ameise ist *Tetramorium* (»*Macromischa*«) *aculeatum* Mayr subsp. *Wasmanni* For. Das Nest wurde nicht mitgesandt. Dasselbe gleicht jedoch nach obiger Angabe P. Kohls den Cartonnestern, welche *Tetramorium aculeatum* Mayr i. sp. am unteren Congo auf der Unterseite von Blättern anlegt, wie Herr E. Luja zu Kondué (Sankuru) häufig beobachtete. Von zweien dieser von Luja eingesandten Nester, die auf der Unterseite je eines Kaffeeblattes sich befinden, ist das eine im Naturhistorischen Museum zu Luxemburg, das andre in meiner Sammlung. Eine Photographie des letzteren habe ich gegeben in der Tijdschr. v. Entomol. XLVIII., 1906, Taf. VIII, Fig. 3 .

Die Clavigerinen, welche P. Kohl bei *Tetramorium aculeatum Wasmanni* fand, gehören der neuen Gattung *Fustigerinus* an. Dieselbe ist in zwei Arten vertreten, von denen die eine, *Fustigerinus Kohli* n. sp., in größerer Anzahl vorlag, während die andre, *Fustigerinus hirsutus* n. sp., nur in einem Exemplar vertreten war.

[1] Vier Stück aus einer Kolonie lagen vor.

[2] Näherer Fundbericht oben bei *Idiogaster Escherichi* im 4. Teil dieser Arbeit S. 91.

Fustigerinus n. g. *Clavigerinorum.*

(Taf. VII, Fig. 17.)

Nach RAFFRAYS »Genera et Catalogue des Pselaphides« (Ann. Soc. Ent. France 1903) und nach dessen »Fam. Pselaphidae« in WYTSMANS »Genera Insectorum« Fasc. 64, 1908, ist die neue Gattung in die Nähe von *Articeropsis* Wasm. zu stellen und zwar in der Tabelle (1903, S. 570) zwischen *Fustigerodes* Reitt. und *Articerodes* Raffr.

Von *Articeropsis* Wasm., mit welcher *Fustigerinus* mir am nächsten verwandt zu sein scheint, unterscheidet er sich durch den Hinterrand der Flügeldecken, der in der Mitte mit kurzen gelben Haarbüscheln versehen ist, durch die Bildung des Seitenrandes des Hinterleibes, welcher von der Basis gegen die Spitze allmählich verjüngt ist, während er bei *Articeropsis* eine lappenförmige Erweiterung an der Basis besitzt, ferner durch die viel kürzeren und dickeren Fühler, welche bei *Articeropsis* doppelt so lang als der Kopf sind.

Von *Fustigerodes* Reitt. unterscheidet sich *Fustigerinus* durch die völlig einfachen und kahlen Ränder der Basis des Hinterleibs, welche bei *Fustigerodes* auf jeder Seite der Abdominalgrube einen Höcker mit gekielten Rändern besitzt, der an der Spitze gelbe Haarbüschel trägt. Von *Articerodes* Raffr. unterscheidet sich *Fustigerinus* durch den vorn nicht zugespitzten, sondern im Gegenteil verdickten Kopf, durch den geraden, in der Mitte nicht winkeligen Hinterrand der Flügeldecken und durch die einfache, nicht dreiteilige Abdominalgrube.

Die Fühler sind viergliedrig, von der Länge des Kopfes, das vierte Glied lang, keulenförmig, etwas gebogen und vorn abgestutzt; das zweite und dritte Glied ist klein, knopfförmig. Der Kopf ist doppelt oder dreimal so lang als breit (vgl. die Speciesdiagnose), lang rechteckig, die Stirn vorn erhöht, abgestutzt und ausgehöhlt oder gewölbt (vgl. die Speciesdiagnose). Der Prothorax ist kürzer als der Kopf, glockenförmig. Die Flügeldecken sind viel breiter als das Halsschild, gegen die Spitze gerundet erweitert, der Hinterrand gerade, in der Mitte mit zwei kleinen gelben Haarbüscheln und einer Fransenreihe neben derselben (*Kohli*) oder ohne Haarbüschel, aber dann die ganzen Flügeldecken dicht gelb beborstet (*hirsutus*). Neben der vertieften Naht findet sich ein vorn abgekürzter Nahtstreifen. Der Hinterleib ist groß und sehr hoch, beim ♂ mit einem höheren Höcker als beim ♀, beim ♂ eiförmig nach hinten verengt, beim ♀ bis zur Spitze gleichbreit. An der ganzen Basis ist der Hinterleib etwas niedergedrückt, in der Mitte der Basis mit einer einfachen, schmalen und

tiefen Abdominalgrube, deren Basis jederseits durch einen Höcker begrenzt wird. Die Seitenränder des Hinterleibes sind einfach, von der Basis bis zur Spitze ganz allmählich verengt. Körper lebhaft rostrot.

Die beiden Arten sind folgendermaßen zu unterscheiden:

Fustigerinus Kohli n. sp. (Taf. VII, Fig. 17, 17a) stark glänzend, kahl (mit Ausnahme der Flügeldeckenspitze und der behaarten Fühler). Kopf nur zweimal so lang wie breit, Stirn vorn abgestutzt und ausgehöhlt. Prothorax mit einer Mittelfurche. Flügeldeckenspitze in der Mitte mit zwei aneinanderstoßenden, kurzen, gelben Haarbüscheln, daneben mit einer Reihe gelber Börstchen. Abdominalgrube ein Fünftel der Hinterleibsbreite einnehmend. (Mehrere Männchen und Weibchen lagen vor.) 2,5 mm.

Fustigerinus hirsutus n. sp. Oberseite dicht beborstet, matt, nur die Hinterleibsbasis kahl und stark glänzend, der übrige Hinterleib spärlich gelb beborstet. Kopf dreimal so lang wie breit, Stirn vorn beulenförmig gewölbt. Prothorax mit einer Basalgrube. Flügeldecken dicht gelb beborstet, ohne Haarbüschel in der Mitte des Hinterrandes. Abdominalgrube ein Drittel der Hinterleibsbreite einnehmend. (Nur ein Männchen lag vor.) 2,5 mm.

12. Zur Kenntnis einiger südafrikanischer Thorictus-Arten (IV. Stück).[1]

Vor ungefähr 6 Jahren sandte mir Herr Dr. Hans Brauns ein reiches Material von *Thorictus* aus Willowmore (Capkolonie), das ich damals bearbeitete und zurücksandte. Die Publikation schob ich indessen hinaus, weil ich damals die Absicht hatte, ein größeres Werk über die Myrmecophilen und Termitophilen Afrikas zu schreiben. Durch andre Arbeiten daran verhindert, will ich hier endlich die Revision der betreffenden *Thorictus* geben:

1) *Thorictus capensis* Pér. (Second contrib. to the South-Afr. Col. Fauna, 1886—88, p. 88).

Über die Originalexemplare dieser Art, welche ich von Raffray erhalten hatte, habe ich bereits früher in der Deutsch. Ent. Zeitschr. 1896, II. S. 242, berichtet und ihre Unterschiede von *grandicollis* und andern verwandten Arten angegeben.

Das jetzt von Brauns vorliegende Material umfaßt etwa 40 Stück, die bei folgenden Ameisenarten gefangen wurden:

Bei *Plagiolepis custodiens* Sm. (bei dieser Art am zahlreichsten);
» *Plagiolepis Steingroeveri* Em.;
» *Acantholepis capensis* Mayr;

[1] Siehe Deutsche Ent. Zeitschr. 1895, S. 41—44, 291—293; 1896, S. 242—243.

Bei *Tetramorium quadrispinosum* Em.;
» *Monomorium Salomonis* L. subsp. *subopacum* Fr. Sm.

Die Art variiert in folgenden Punkten:

Größe 1,6—2 mm. Färbung von dunkelkastanienbraun bis rostrot. Halsschild bald etwas breiter als die Flügeldecken (bei den größten Stücken), bald nicht breiter oder etwas schmaler (bei den kleinsten).

Außerdem finde ich folgende zwei Formen vertreten:

a. Halsschild stark gewölbt, die Seiten nie hell durchscheinend, stets mehr oder weniger stark nach hinten gerundet verengt, so daß die größte Breite vor der Mitte liegt. In den Hinterecken des Halsschildes kein Grübchen. Flügeldecken nur mit sehr kurzen Härchen in den ziemlich feinen Punkten. Diese Exemplare entsprechen den typischen Stücken von *Th. capensis* Pér.

b. Halsschild flacher, seine Seiten heller durchscheinend, entweder fast parallelseitig oder nach vorn schwach verengt, so daß die größte Breite in oder hinter der Mitte liegt. In den Hinterecken ein flaches Grübchen. Flügeldecken mit längeren niederliegenden gelben Börstchen in den etwas gröberen Punkten.

Die unter b erwähnten Exemplare hielt ich anfangs für eine von *Th. capensis* verschiedene Art. Da jedoch bei mehreren der obenerwähnten Ameisenarten beide *Thorictus*-Formen zusammen vorkommen, so kann es sich vielleicht um sexuelle Unterschiede handeln. Sollte die Form b sich als selbständige Art oder Unterart erweisen, so würde ich für sie den Namen *Th. Braunsi* vorschlagen.

2) *Thorictus hottentottus* Raffr. (Bull. Soc. Ent. Fr. 1901, Nr. 5, p. 123). Zwei Exemplare von der Umgebung von Capstadt (Raffray!) lagen vor, eines aus der Sammlung von Dr. Brauns und eines aus meiner Sammlung. Die nur 1,5 mm lange Art unterscheidet sich von den kleinsten Exemplaren des *Th. capensis* durch mehr cylindrische Körperform, stärkere Rundung des Halsschildes und die äußerst feine Punktierung desselben, die bei *Th. capensis* viel gröber ist. Färbung dunkelrostrot, stark glänzend, Flügeldecken unpunktiert und unbehaart.

Die von Raffray meinem Exemplare beigegebene Ameise ist *Monomorium Salomonis* L. subsp. *subopacum* Fr. Sm.

3) *Thorictus Reicherti* (Brauns i. l.) n. sp. Von dieser sehr ausgezeichneten kleinen Art lag mir ein Exemplar von Dr Brauns (Willowmore, Capkolonie) vor, bei *Monomorium Salomonis* L. subsp. *subopacum* Fr. Sm. gefangen.

Größe 1,5 mm. Körpergestalt lang-keilförmig. Färbung dunkel rostrot, etwas matt fettglänzend, fein punktiert und kurz und fein behaart. Das Hauptmerkmal dieser Art besteht darin, daß die Hinterwinkel des quer rechteckigen Halsschildes höckerförmig erhöht sind und ein ebensolcher, an ersteren sich anschließender Höcker durch die Schulterfalte der Flügeldecken gebildet wird, so daß eine gemeinschaftliche, sehr tiefe und breite Längsfurche jederseits von der Basis der Flügeldecken bis zur Mitte des Halsschildes verläuft. Das Halsschild ist fast doppelt so breit wie lang, an den Hinterecken mit je einem nach hinten gerichteten gelben Haarbüschel. Die Flügeldecken sind schlank, doppelt so lang wie breit, nach hinten ganz allmählich verengt. Die Art ist in die Nähe von *dimidiatus* Peyr. zu stellen nach Reitters Bestimmungstabelle der Thorictiden.

Bei keiner dieser südafrikanischen *Thorictus*-Arten konnte Brauns, ein ausgezeichneter Beobachter, jemals bemerken, daß sie gleich *Thorictus Foreli* Wasm. und andern dreieckigen *Thorictus* Nordafrikas auf den Fühlern ihrer Wirte leben[1], wie beifolgende Photographie (Taf. VII, Fig. 18) zeigt. Brauns fand die *Thorictus* stets im Neste frei sich bewegend wie dies auch bei unseren *Th. orientalis*, *loricatus*, *mauritanicus* und andern mehr cylindrischen Arten im Mittelmeergebiete der Fall ist.

13. Zwei neue Thorictus aus Ostindien.

(Hierzu Taf. VII, Fig. 19—21.)

Thorictus braminus n. sp.

(Taf. VII, Fig. 19.)

Mit *Thorictus Heimi* Wasm. (Deutsch. Ent.-Zeitschr. 1899, S. 159) verwandt, von ihm durch folgende Punkte verschieden:

	Thorictus Heimi (Taf. VII, Fig. 20).	*Thorictus braminus* (Fig. 19):
Körper	viel kleiner und namentlich schlanker, 1,5 mm lang und 0,6 mm breit; wenig gewölbt; fast parallelseitig, die Flügeldecken erst an der Spitze verengt.	viel größer und breiter, 1,8 bis 2,4 mm lang und 0,9—1,3 mm breit; stark gewölbt; die Flügeldecken von der Basis an ziemlich stark verengt.

[1] Siehe: *Thorictus Foreli* als Ectoparasit der Ameisenfühler (Zool. Anz. 1898, Nr. 564, S. 435); Zur Lebensweise von *Th. Foreli*; mit einem anatom. Anhang und einer Tafel (Natur u. Offenbarung, 1898, Hft. 8, S. 466—478); Nochmals *Th. Foreli* als Ectoparasit der Ameisenfühler (Zool. Anz. 1898, Nr. 570, S. 536—546).

	Thorictus Heimi (Taf. VII, Fig. 20).	*Thorictus braminus* (Fig. 19).
Halsschild	kürzer, doppelt so breit wie lang, die Seiten nach vorn und hinten gleichmäßig sehr schwach verengt, der Hinterrand fast gerade.	länger, nur um die Hälfte breiter als lang, nach vorn viel stärker gerundet verengt als nach hinten, der Hinterrand convex.
Flügeldecken	doppelt so lang wie breit, mit Längsreihen von Punkten (die Borsten aus einem deutlichen Punkte entspringend).	nur um die Hälfte länger als breit, unpunktiert (die Borsten ohne deutlichen Punkt an der Basis).
Die doppelte Behaarung der Oberseite	gelb, viel länger und dichter, besonders auf den Flügeldecken sind die abstehenden Borsten sehr lang.	graubraun, viel kürzer und spärlicher, besonders auf den Flügeldecken, wo die abstehenden Borsten nur halb so lang sind als bei *Heimi* und viel spärlicher.
Färbung	glänzend rotbraun.	glänzend schwarzbraun, selten heller (unter 50 Exemplaren nur ein, wahrscheinlich immatures, Exemplar rotbraun).

Eine große Anzahl von Exemplaren lag vor aus Nestern von *Pheidole Wroughtoni* For. und *Ph. sulcaticeps* Rog. subsp. *poonensis* For. Wallon (Ahmednagar-District, Bombay-Presidency), Ostindien. P. J. B. Heim S. J.! — Der Käfer fand sich stets frei im Neste, niemals auf den Fühlern der Ameise. Die gelben Haarbüschel an den Hinterecken des Halsschildes sind ebenso klein wie bei *Heimi*.

Thorictus Heimi, subsp. *Wroughtoni* n. subsp.

(Taf. VII, Fig. 21.)

Sehr ähnlich dem *Thorictus Heimi* Wasm. in sp., von derselben Größe, Gestalt, Skulptur und Färbung, jedoch stärker gewölbt, etwas kürzer, und noch viel dichter gelb behaart, die gelben Borsten, sowohl jene der Grundbehaarung als jene der längeren Behaarung, viel dicker, auf dem Halsschilde unregelmäßig abstehend, auf den Flügeldecken regelmäßige Längsreihen bildend, die aus nach rückwärts geneigten Borsten bestehen und bei Oberansicht wie gelbe Streifen aussehen.

Dieser hübsche *Thorictus* wurde von meinem Kollegen P. J. B. Heim S. J. in Nestern von *Pheidole Wroughtoni* For. zu Wallon (Ahmednagar-Distrikt) in größerer Zahl entdeckt. Ich benenne sie nach ihrer Wirtsameise. *Thorictus Heimi* (Taf. VII, Fig. 20) dagegen lebt bei *Triglyphotrix Walshi* For., wo er ebenfalls zu Wallon nicht selten gefunden wurde.

14. Übersicht über die Gäste der ostindischen Pheidole-Arten.

(Hierzu Taf. VII, Fig. 22.)

Ähnlich wie die indische Ameisenfauna durch die große Zahl der *Pheidole*-Arten ein eigentümliches Gepräge erhält, so ist dies auch bezüglich der Myrmecophilen der Fall, indem — soweit bisher bekannt — die *Pheidole*-Gäste diejenigen der übrigen indischen Ameisenarten zusammen an Zahl fast übertreffen. Da nun ein großer Teil der *Pheidole*-Gäste zur Coleopterenfamilie der Paussiden gehört, erhält die ostindische Myrmecophilenfauna einen entschiedenen *Paussus*-Charakter. Es dürfte von Interesse sein, nach dem betreffenden Kasten meiner Myrmecophilensammlung hier eine Übersicht der ostindisch-malaischen *Pheidole*-Gäste zu geben[1]. Ich führe nur jene Arten auf, deren Wirte genau bekannt sind. Für sehr viele der 333 bisher beschriebenen Paussiden der Erde sind die Wirte leider überhaupt noch unbekannt[2], darunter gerade für die interessantesten ostindischen Formen wie *Euplatyrhopalus*, *Lebioderus*, *Merismoderus*, *Ceratoderus*, *Platyrhopalus irregularis* (Taf. VII, Fig. 22) usw.

Letzterer ist unter allen Verwandten durch seine hellgelb und schwarz gefärbten Flügeldecken bemerkenswert, deren Fleckenzeichnung einigermaßen die Umrisse eines Ameisenkörpers darstellt. Es scheint mir nicht ausgeschlossen, daß diese bei Paussiden so seltene Zeichnung, die auch auf den Flügeldecken mancher *Pleuropterus*-Arten wiederkehrt, eine noch unentdeckte biologische Bedeutung besitzt.

Bei *Pheidole latinoda* Rog.:

Platyrhopalus denticornis Donov. — Wallon (Ahmednagar-Distrikt), (P. Heim!); Khandala (Bombay-Distrikt), (P. Assmuth!).

Paussus suavis Wasm. — Kolaba-Distrikt (Wrougthon!).

» *Boysi* Westw. — Chota Nagpore (Bengalen), (P. J. Cardon!).

» *rufitarsis* Sam. — Chota Nagpore (Bengalen), (P. J. Cardon!).

» *Fichteli* Donov. — Chota Nagpore (Bengalen), (P. J. Cardon!).

» *Cardoni* Wasm. — Chota Nagpore (Bengalen), (P. J. Cardon!).

Coluocera Beloni Wasm. — Wallon (Ahmednagar-Distr.), (P. J. Heim!).

Stenosis Wroughtoni Wasm. — N. Guzerath (Wroughton!).

[1] Das von P. J. Assmuth gesammelte Material konnte erst zum Teil hier aufgenommen werden.

[2] Vgl. Ein neuer *Paussus* aus Ceylon, mit einer Übersicht über die Paussiden-Wirte (Tijdschr. v. Entomol. LIV, 1911, S. 195–207).

Cyclotrogus Heimi n. g., n. sp. *Acanthocerinorum*. -- Wallon (Ahmednagar-Distrikt), (P. HEIM!).
Lepisma indica Escher. — Matheran (N. Konkan), (WROUGHTON!).

Bei *Pheidole Wroughtoni* For.:

Paussus Wroughtoni Wasm. — Poona (WROUGHTON!).
» *soleatus* Wasm. — Poona (WROUGHTON!).
Thorictus braminus Wasm. — Wallon (Ahmednagar-Distr.), (P. HEIM!).
» *Heimi* subsp. *Wroughtoni* Wasm. — Wallon (Ahmednagar-Distr.), (P. HEIM!).
Coluocera Beloni Wasm. — Wallon (Ahmednagar-Distr.), (P. HEIM!).
Cossyphodinus indicus Wasm. — Wallon (Ahmednagar-Distr.), (P. HEIM!).
Stenosis Heimi n. sp. — Wallon (Ahmednagar-Distrikt), (P. HEIM!).
Myrmecophila acervorum var. oder n. sp.? — Wallon (Ahmednagar-Distrikt), (P. HEIM!).

Bei *Pheidole sulcaticeps* Rog. subsp. *poonensis* For.:

Thorictus braminus Wasm. — Wallon (Ahmednagar-Distr.), (P. HEIM!).
Coluocera Beloni Wasm. — Wallon (Ahmednagar-Distr.), (P. HEIM!).
Cossyphodinus indicus Wasm. — Wallon (Ahmednagar-Distr.), (P. HEIM!).
Ceratohister cornutus n. g. n. sp. *Histeridarum*. — Wallon (Ahmednagar-Distrikt), (P. HEIM!).

Bei *Pheidole ghatica* For.:

Paussus Assmuthi Wasm. — Khandala (Bombay-Distr.), (P. ASSMUTH!).

Bei *Pheidole javana* Mayr:

Paussus Jousselini Guér. var. *basalis* Kr. — Birma (L. FEA!).
» *nauceras* Bens. — Biru (Bengalen), (P. CARDON!).
» *seriesetosus* Wasm. — Biru (Bengalen), (P. CARDON!).

Bei *Pheidole indica* Mayr:

Schizillus Rogersi Wasm. — Massorie (N. W. Ostind.), (C. G. ROGERS!).

Bei *Pheidole indica* Mayr. subsp. *rotchana* For. var. *divinans* For.:

Paussus Escherichi Wasm. — Peradeniya (Ceylon), (K. ESCHERICH!).

Bei *Pheidole spathifera* For. var. *Yerburyi* For:

Paussus Horni Wasm. und Larve. — Bandarawella (Ceylon), (W. HORN!)[1].

---

[1] Die Larve habe ich soeben in den Ann. Soc. Ent. Belg. LIV. 1910, S. 401, beschrieben.

Bei *Pheidole plagiaria* Sm. (*convergens* Mayr):

Paussus Kannegieteri Wasm. — Java (J. Z. Kannegieter!, Hialmar Jensen![1]).

Paussus pandamanus Wasm. — Pandamas und Mounts Kawie auf Java (J. B. Ledru!)[2].

» *nigrita* Wasm. — Buitenzorg (Java), (J. B. Ledru!).

» *Ritsemae* Wasm. — Toegoe (Java), (J. D. Pasteur!).

» » subsp. *buitenzorgensis* Wasm. — Buitenzorg, (J. B. Ledru!).

» *Lucasseni* Wasm. — Simpar Tegal (Java), (Lucassen!); Pandamas (Java), (J. B. Ledru!).

15. Coccinella distincta und die Selektionstheorie.

(Hierzu Taf. VII, Fig. 23.)

Coccinella distincta Falderm. (*labilis* Muls.) ist eine unsrer größten und schönsten einheimischen Coccinellidenarten (Taf. VII, Fig. 23), und von der mit ihr nahe verwandten *Coccinella septempunctata* L. durch konstante morphologische Merkmale verschieden, durch die breit gerundeten Vorderecken des Halsschildes, durch die gelben Epimeren der Hinterbrust, durch den Mangel eines Längseindruckes am Seitenrand der Flügeldecken usw. Als ich 1894 das »Kritische Verzeichnis der myrmecophilen und termitophilen Arthropoden« veröffentlichte, hielt ich ihr Vorkommen bei Ameisen noch für »zufällig«. Seither habe ich mich jedoch davon überzeugt, daß sie zu den gesetzmäßigen Myrmecophilen zählt. 1900 berichtete H. Donisthorpe[3] über ihr regelmäßiges Vorkommen bei *Formica rufa* zu Weybridge in England. Er stellte auch Versuche an und bemerkte, daß sie von den Ameisen indifferent geduldet wurde, während die sehr ähnliche *septempunctata* von denselben angegriffen wurde. Später fand er sie auch bei *F. sanguinea*.

In der Umgebung von Luxemburg-Stadt traf ich *Coccinella distincta* während der letzten 10 Jahre nicht selten, aber stets nur in der nächsten Umgebung von Ameisennestern. Bei *Formica trunci-*

[1] Die von letzterem entdeckten Larven des *P. Kannegieteri* sind von A. Böving 1907 in den Vidensk. Meddel. fra d. Nat. Voren (Kopenhagen), S. 109 bis 136 u. Taf. II, beschrieben worden als erste, sicher einem *Paussus* zugehörige Larven.

[2] Ebenso wie viele andre meiner indischen Paussiden durch Herrn R. Oberthür (Rennes) erhalten, dem ich hierfür meinen Dank nochmals abstatte.

[3] Entomologists Record XII, Nr. 7, S. 172—176.

cola war sie am häufigsten, etwas seltener bei *F. pratensis*, bei *Polyergus rufescens* mit *F. rufibarbis* als Sklaven, bei *Myrmica laevinodis* und *Camponotus ligniperda*.

Coccinella distincta bildet ein interessantes Problem in phylogenetischer Hinsicht wegen ihrer Anpassung an die myrmecophile Lebensweise, durch welche sie auch zu einer morphologisch »eignen Art« sich differenzierte. Wie konnte diese Anpassung erfolgen auf Grund des DARWINschen Selectionsprinzips, welches das »Überleben des Passendsten« für den Hauptfaktor der Stammesentwicklung erklärt? War hier wirklich eine Anpassungsnotwendigkeit vorhanden, um die Erhaltung der Art im Existenzkampfe zu sichern?

Die Larven dieser *Coccinella* leben nach Analogie der übrigen Coccinellenlarven ohne Zweifel, wie auch DONISTHORPE schon 1900 bemerkte, von den bei den Ameisen sich aufhaltenden Aphiden und Cocciden. Nun besitzen aber gerade jene Ameisenarten, bei denen diese *Coccinella* am öftesten vorkommt, nämlich *Formica rufa*, *pratensis*, *truncicola*, *sanguinea*[1], *rufibarbis* und *Camponotus ligniperda* gar keine eignen Aphiden in ihren Nestern, sondern suchen nur gewisse, allenthalben häufige Blattlausarten außerhalb ihrer Nester auf, um sie zu »melken«. Cocciden hegen die ebengenannten Ameisen überhaupt nicht; solche kommen in unserer Fauna nur bei *Lasius*-Arten vor.

Was folgt hieraus für die stammesgeschichtliche Entwicklung von *Coccinella distincta* und ihrem myrmecophilen Instinkte? Daß dieselbe nicht auf »Naturzüchtung« beruhen kann. Die Neigung dieser *Coccinella* und ihrer Larve, gerade solche Blattläuse zur Nahrung aufzusuchen, die von Ameisen gepflegt werden, und deshalb die Nachbarschaft von Ameisennestern zu bevorzugen, ist ein darwinistisches Paradoxon. Denn da es sich nur um solche Beutetiere handelt, die auch anderswo ebenso zahlreich, ja noch zahlreicher sind als in Gesellschaft von Ameisen, bedeutet jene myrmecophile Neigung eine Erschwerung des früheren Nahrungserwerbs, keine Erleichterung desselben. Unsre *Coccinella septempunctata*, deren Larven und Imagines die Blattläuse ohne Ameisengesellschaft verzehren, ist auch tatsächlich weit häufiger und gemeiner als *C. distincta*. Daraus, daß die Ameisen ihre Aphiden gegen die Angriffe der Blattlausfresser beschützen, begreift sich dies leicht. Wie kam es also, daß von demselben Stamme trotzdem eine myrmecophile Art in Form der *Coccinella*

[1] Bei *sanguina* geben sich für gewöhnlich nur die Sklaven (*fusca* bzw. *rufibarbis*) mit dem Blattlausbesuch ab.

distincta sich abzweigte? Jedenfalls nicht auf Grund einer durch den »Kampf ums Dasein« diktierten »Anpassungsnotwendigkeit an die myrmecophile Lebensweise«, sondern durch eine spontane Variation, welche diese neue Richtung einschlug und beibehielt, trotz der Schwierigkeiten, die aus derselben für den Nahrungserwerb ihrer Besitzer erwuchsen. *Coccinella distincta* hat tatsächlich gerade das Gegenteil von dem versucht und erreicht, was die darwinistischen Spekulationen ihr vorzuschreiben beliebten.

Ich möchte allen extremen Verehrern der Selectionstheorie, deren es leider auch heute noch genug gibt, dieses Exempel zur Erwägung unterbreiten. Daß die Naturzüchtung zwar einen Faktor in der Stammesentwicklung der meisten Arten bildet, steht auch für mich außer Zweifel. Aber sie für den Hauptfaktor zu halten, verbietet mir in Anbetracht der Tatsachen mein zoologisches — nicht etwa mein theologisches Gewissen[1].

Valkenburg, im August 1911.

Erklärung der Abbildungen.

Die Photogramme Fig. 9, 10, 11, 12, 15 sind aufgenommen mit Zeiss Tessar 1 : 6,3, die übrigen mit Leitz Microsummar 42 mm. Zur Aufnahme wurden nur Vogel-Obernetter-Silber-Eosin-Platten (O. Perutz, München) benutzt, und zwar ohne Gelbscheibe mit Ausnahme der Fig. 16, 22, 23, welche mit Zeiss Gelbgrünscheibe aufgenommen wurden.

Tafel V.

Fig. 1. *Termitobia physogastra* Wasm. (Type) (8 : 1), Goldküste. (Der fehlende linke Fühler usw. sind als Kanadabalsampräparat verwandt worden.)

Fig. 2. *Termitotecna Braunsi* Wasm. n. g., n. sp. (Type) (12 : 1). Oranje-Freistaat. 2*a*. Seitenansicht desselben Exemplars (12 : 1); 2*b*. Unterlippe (in der Mitte) und Unterkiefer (an beiden Seiten) (100 : 1); 2*c*. Hinterfuß (Zeiss AA, Oc. 2).

Fig. 3. *Idiogaster Escherichi* Wasm. n. g. n. sp. (Type) 11 : 1 (*Erythraea*); 3*b*. Seitenansicht desselben Exemplars (11 : 1).

Fig. 4. *Termitodiscus Heimi* Wasm. (Type) (12 : 1), Vorderindien.

Fig. 5. *Termitodiscus splendidus* Wasm. (Type) (12 : 1), Natal.

Fig. 6. *Dinusa Santschii* Wasm. n. sp. (Type) (12 : 1), Tunesien.

Fig. 7. *Myrmedonia Reicherti* (Brauns i. l.) Wasm. n. sp. Männchen, (Type) (6,5 : 1), Oranje-Freistaat.

Fig. 8. *Euglyptonotus Escherichi* Wasm. n. sp. (Type) (7 : 1), (*Erythraea*); 8*a*. Seitenansicht.

[1] Vgl. auch »Über Wesen und Ursprung der *Symphilie*«. (Biol. Centralbl. 1910, Nr. 3—5).

Tafel VI.

Fig. 9. *Termes natalensis* Havil. (1 : 1), Condué, belg. Congo (E. Luja!). In der Mitte die Königin, links oben der König, darunter ein großer und ein kleiner Arbeiter; rechts oben großer Soldat, darunter kleiner Soldat und weiße Larve des großen Soldaten.

Fig. 10. Physogastre Larve von *Glyptus punctulatus* Chaud. (2 : 1), Kilimandjaro; bei *Termes bellicosus* Smeathm.

Fig. 11. Physogastre Larve von *Glyptus punctulatus*, Seitenansicht (anderes Exemplar als Fig. 10) (2 : 1). Fundort wie Fig. 10.

Fig. 12. Stenogastre Larve von *Glyptus punctulatus* (2 : 1). Fundort wie Fig. 10.

Fig. 13. Kopf einer physogastren Larve von *Glyptus punctulatus*, von unten gesehen (9 : 1, Aufnahme in Alkohol in feuchter Kammer). Seitlich sieht man die Fühler, zwischen denselben die Oberkiefer, vor denselben die Unterkiefer, in der Mitte die Unterlippe mit den zweigliedrigen Lippentastern und der Zunge.

Fig. 14. Vorder-, Mittel- und Hinterbein einer physogastren Larve von *Glyptus punctulatus* (12 : 1, Kanadabalsampräparat, bei auffallendem Lichte). An dem Mittelbein sieht man deutlich die Nähte der zwei Tarsenglieder; das Hinterbein ist durch die weit größere Coxa ausgezeichnet. Erklärung der Buchstaben des Mittelbeins: *c*, Coxa; *tr*, Trochanter und Femur; *t*, Tibia; *ta*, Tarsus.

Fig. 15. Blattide (*Ceratinoptera variabilis* Shelf.) bei *Termes bellicosus*, Kilimandjaro (4 : 1).

Tafel VII.

Fig. 16. *Paederopsis myrmecophila* Wasm. n. g., n. sp. (Type), (7,5 : 1), Santa Catarina; 16a. Fühler, Oberkiefer, und zwischen denselben die tief zweilappige und zweizähnige Oberlippe (25 : 1); 16b. Unterkiefer und Kiefertaster (50 : 1); 16c. Unterlippe mit den Lippentastern und der zweilappigen Zunge; links ist die eine Nebenzunge sichtbar, rechts die Seitenecke des Kinns (50 : 1).

Fig. 17. *Fustigerinus Kohli* Wasm. n. g., n. sp. Männchen (Type) (13 : 1), belg. Congo; 17a. Dasselbe Exemplar von der Seite, um den hohen Hinterleibshöcker zu zeigen.

Fig. 18. *Thorictus Foreli* Wasm. am Fühlerschafte einer Arbeiterin von *Myrmecocystus viaticus megalocola* Först. (7 : 1), Algerien.

Fig. 19. *Thorictus braminus* Wasm. n. sp. (Type) (12 : 1), Vorderindien.

Fig. 20. *Thorictus Heimi* Wasm. (Type) (12 : 1), Vorderindien.

Fig. 21. *Thorictus Heimi* subsp. *Wroughtoni* Wasm. (Type) (12 : 1), Vorderindien. Die gelben Borstenreihen der Flügeldecken sind deutlich sichtbar (ohne Retouche).

Fig. 22. *Platyrhopalus irregularis* Rits. (Cotype) (6 : 1), Java. Auf den gelben Flügeldecken sieht man deutlich die schwarze Fleckenzeichnung und einen weißen Fleck mit schwarzem Punkt in der Mitte der Flügeldeckenscheibe. In den Fühlerfurchen sind auch die drei gelben Haarbüschel deutlich sichtbar. (Ohne irgendeine Retouche des Negativs oder der Copie!)

Fig. 23. *Coccinella distincta* Fald. (4,5 : 1). England. Die schwarzen Flecke heben sich von dem rotgelben Grunde deutlich ab (ohne irgendeine Retouche).

Über reflexarme Tiere (Tiere mit peripheren Nervennetzen).

III. Die acraspeden Medusen.

Von

Hermann Jordan

(Tübingen).

(Aus der zool. Station der Niederländischen Zool. Gesellschaft, den Helder).

In einer Reihe von Arbeiten[1] habe ich mich bemüht, die Einrichtungen des centralen Nervensystems bei einer Gruppe von Tieren zu untersuchen, die ich unter dem Namen »reflexarme Tiere« zusammenfaßte (Actinien, Gastropoden, Ascidien; wahrscheinlich aber noch einige andre Formen). Alle diese Wesen besitzen einen Hautmuskelschlauch, der sein nervöses Centrum in Gestalt von diffusen Nervennetzen (Bethe) in sich birgt, und der als ein neuromuskuläres System unterster Ordnung angesehen werden kann, fähig einiger primitiver Reflexe. Als diese Reflexe sind anzusehen: Bei Reizung (etwa durch Berührung) einer Hautstelle tritt Verkürzung der nächstgelegenen Muskulatur ein; 2) rhythmische Bewegungen dienen der Locomotion (man denke an die bekannten »Wellen« in der Kriechsohle der Schnecken); 3) Endlich nenne ich die Fähigkeit des Muskelschlauches, eine bestimmte Verkürzung dauernd beizubehalten, hierdurch Druck und Turgor innerhalb des Tieres herzustellen, vor allem aber durch anpassende Veränderung dieses »tonischen« Verkürzungsgrades Innendruck und Turgor zu regulieren. Dieses Vermögen nenne ich »Tonusfunktion«, eine Erscheinung, die ohne weiteres nicht auf den Tonus

[1] Hermann Jordan, Die Physiologie der Locomotion bei *Aplysia limacina*. Inaug.-Diss. philos. Fak. Bonn 1901, Zeitschr. Biol. Bd. XLI, 1901, S. 196. — Untersuchungen zur Physiologie des Nervensystems bei Pulmonaten. I. Arch. ges. Physiol. Bd. CVI, 1905, S. 189. — II. Ibid. Bd. CX, 1905, S. 533. — Über reflexarme Tiere usw. I. (*Ciona intestinalis*). Zeitschr. allg. Physiol. Bd. VII. 1907. S. 85. II. (*Actinoloba dianthus*). Ibid. Bd. VIII. 1908. S. 222.

der Skelettmuskeln zurückzuführen ist. Aller dieser Funktionen ist der Muskelschlauch mit seinen Nervennetzen überall in qualitativ gleicher Weise fähig. Das bezieht sich mit Sicherheit auf Elementarreflexe und Tonusfunktion; aber auch für locomotorische Rhythmen kann wahrscheinlich gemacht werden, daß sie nur als Spezialisierung allgemeiner Eigenschaften des Muskelschlauches aufgefaßt werden müssen. Während wir gewöhnt sind, etwa bei Wirbeltieren, alle jene automatischen Bewegungserscheinungen, die nach unsrer heutigen Definition unter dem Begriff »Reflextätigkeit« zusammengefaßt werden, als eine Summe spezialisierter Einzelreflexe aufzufassen, ist bei der uns beschäftigenden Gruppe niederer Tiere von solcher Spezialisierung im allgemeinen keine Rede. Alle elementaren Bewegungserscheinungen, so an Fuß, Septen, oder Mauerblatt der Actinien[1], am Hautmuskelschlauch von Schnecken und Ascidien, sind nichts, als Variationen jener Allgemeinreflexe. Ortsbewegung (falls vorhanden), Ausweichen vor Hindernissen oder vor Feinden u. a. m., Funktionen, die das höhere Tier durch spezialisierte Reflexe leistet, werden hier durch die beschriebenen allgemeinen oder diffusen Reaktionen des Hautmuskelschlauches in die Wege geleitet, oder können durch sie in die Wege geleitet werden. Gewiß sind neben den Allgemeinreflexen auch spezialisierte vorhanden, und es mögen solcher bei den in Frage stehenden Tieren noch mancherlei gefunden werden. Wie dem aber auch sei, viele spezialisierte Reflexe höherer Formen werden hier vertreten durch die angedeuteten Allgemeinleistungen und damit dürfte — nach dieser relativen Armut an spezialisierten (individuellen) Reflexen, der Name »reflexarme« solange gerechtfertigt sein, bis es gelingt der heute schon sehr wohl charakterisierten Gruppe einen vielleicht deutlicheren Namen zu geben[2].

Bei einigen Abteilungen unsrer »Reflexarmen« gesellen sich zu dem beschriebenen niederen Nervenmuskelsystem noch centralisierte Ganglien, die, neben Leitung der spezialisierten Reflexe, die Regu-

[1] Die Tentakeln wollen wir, um die Diskussion nicht zu erschweren, aus dem Spiele lassen.

[2] Neuerdings greift S. Baglioni (Handbuch der vergleichenden Physiologie von A. Winterstein, Bd. IV, Hälfte 1, Jena 1910.) die von mir vorgenommene und begründete Gruppierung äußerst heftig an. Wie ich hoffe zeigen zu können, sehr mit Unrecht. Allein eine Festschrift scheint mir zu einer Diskussion dieser Art nicht der rechte Platz zu sein. Sobald ich Zeit habe, werde ich mir erlauben auf die Angriffe Baglionis gründlich einzugehen. Ich würde übrigens vielleicht statt des Namens »Reflexarme«, »Tiere mit locomotorischen Nervennetzen« vorschlagen, wenn ich nur beweisen könnte, daß alle Formen mit solchen Netzen sich wie unsre Reflexarmen verhalten.

lierung der angedeuteten Funktionen jenes niederen Systems übernehmen. Und zwar geschieht diese Regulierung auf eine, für die »Reflexarmen«, wie es scheint, wieder durchaus charakteristische Weise: Jede Antwortbewegung des Hautmuskelschlauches wird quantitativ durch sein Centrum (z. B. Gangl. cerebrale der Schnecken) beherrscht. Wir haben allen Grund anzunehmen, daß ein für allemal, so die Erregbarkeit der Muskulatur, als die Strecke, um die sie sich bei bestimmtem Reize zusammenzieht, an sich, d. h. vom Ganglion abgelöst, auf einen Mittelwert eingestellt ist, zu hoch für die Norm, zu gering in besonderen Fällen gesteigerter Ansprüche. Und diesen Mittelwert vermag das Centrum nach Bedarf zu vermindern und zu steigern, derart auf die Bewegungen eine unbedingte Herrschaft ausübend. Nach dem Gesagten muß in der Norm ein Centrum, wie das Cerebralganglion der Schnecken Erregbarkeit sowie Ausgiebigkeit der Muskelverkürzung dauernd herabsetzen. Dies erkennen wir durch gesteigerte Erregbarkeit, ununterbrochene, nicht unterbrechbare Bewegungen (Parapodien von *Aplysia*) nach totaler Entfernung des Ganglions, Kreisbewegungen nach der normalen Seite hin, durch schnellere Bewegung der abnormalen, nach einseitiger Ausschaltung dieses Centrums. Die Tonusfunktion soll uns hier nicht beschäftigen. Bei Tieren aber, die ihrem ganzen Verhalten nach, nicht zu den »Reflexarmen« gehören, üben die Centren ihre Herrschaft auf die Locomotionssysteme auf Grund ganz andrer Mechanik aus[1]. Während nun bei den Schnecken, sowohl die eigentliche Muskelbewegung (Gangl. cerebrale), als auch die Tonusfunktion (Gangl. pedale) ihr Centrum besitzen, fand ich in *Ciona intestinalis* eine Form, die einen Regulator nur für die Tonusfunktion hat (das einzige Ganglion des Tieres). Endlich fehlt der Actinie jedes dem Hautmuskelschlauch übergeordnete Centrum (meine Untersuchungen beschränken sich auf Mauerblatt und Fuß). Die Anhäufung nervöser Elemente in der Mundscheibe hat, mit denselben Methoden untersucht wie bei Schnecken und Ascidien, auf Tonusfunktion und Elementarreflex der genannten muskulären Teile keinen Einfluß. Diese Teile selbst aber verhalten sich ganz analog dem Hautmuskelschlauch der andern »Reflexarmen«.

In der Erwartung, daß alle Cölenteraten auf dieser niedrigsten Stufe der neuromuskulären Entwicklung ständen, dehnte ich meine Untersuchungen auch auf acraspede Medusen aus. Allein, es stellte sich heraus, daß das Verhalten dieser freischwimmenden Formen sehr

[1] Siehe z. B. H. Jordan, Die Leistungen des Gehirnganglions bei den krebsartigen Tieren. Arch. ges. Physiol. Bd. CXXXI. 1910. S. 317.

wesentlich von demjenigen der festsitzenden Actinien abweicht, derart, daß eine Mitteilung meiner keineswegs zahlreichen Resultate motiviert sein dürfte. Daß meine Resultate spärlich sind, bitte ich dem Umstande zuschreiben zu wollen, daß meinen Untersuchungen neben Zeitmangel eine Reihe von Schwierigkeiten hindernd in den Weg traten, die durch die Eigenart des Objektes bedingt waren. Im Laufe dieser Mitteilung werde ich auf diese Schwierigkeiten hinweisen. —

Anatomische Orientierung[1].

Die Medusen sind typische Vertreter der Tiergruppe, deren nervöse Elemente aus Nervennetzen bestehen (BETHE); und zwar beschränkt sich ihr Nervensystem — wie bei allen Cölenteraten — auf derartige Netze. Centralisierte Ganglien (rein anatomisch gesprochen) kommen nicht hinzu. Die Netze, Abkömmlinge des Epithels, befinden sich zwischen diesem Epithel und der gleichfalls von ihm abstammenden Muskelschicht. Das Nervennetz weist mehr oder weniger zahlreiche Ganglienzellen auf. Diese »Zellen«, sagt BETHE (*Rhizostoma*) »haben meist nur zwei dickere Fortsätze, welche auf weite Strecken zu verfolgen sind . . . Gewöhnlich gehen aber von den Zellen selber noch dünnere Fortsätze ab. . . Noch häufiger zeigen die von den Zellen entspringenden dicken Fasern Seitenzweige, welche bald aus einem Bündel von vielen Fibrillen bestehen, bald nur von einer einzigen Fibrille gebildet werden. Diese Seitenzweige und Nebenfortsätze zeigen drei verschiedene Verlaufsrichtungen: 1) Sie wenden sich nach oben und verzweigen sich zwischen den oberflächlichen Epithelzellen. 2) Sie senken sich in die Tiefe, laufen eine Strecke weit oberhalb der Kerne der Muskelzellen, parallel zur Oberfläche, einen aus vielen dünnen Fasern bestehenden Plexus bildend, und treten dann zwischen die Muskelfasern, um sich hier in die einzelnen Fibrillen aufzulösen, die sich dann noch weiter teilen, vielleicht sogar in die Muskelfasern eindringen. 3) Die Seitenäste verlaufen parallel zur Oberfläche — dies sind fast immer dickere Zweige — und verbinden sich mit Seitenfortsätzen andrer Zellen zu einem Netz . . . Wir haben also hier ein diffuses Nervennetz vor uns, das einerseits mit der äußeren Epithelschicht, also der receptorischen Fläche, anderseits mit der Muskulatur in Verbindung steht, so daß, da das Netz sich ununterbrochen durch die ganze Subumbrella

[1] Nach RICHARD HESSE, Über das Nervensystem und die Sinnesorgane von *Rhizostoma cuvieri*. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LX. 1895. S. 411 und ALBRECHT BETHE, Allgemeine Anatomie und Physiologie des Nervensystems. Leipzig, Georg Thieme, 1903.

ausdehnt, jeder Reiz, wo er auch in diesem Gebiete angesetzt werden mag, zu allen Muskelfasern hingelangen kann«. Zu diesen peripheren Netzen gesellt sich — mit ihm leitend in Verbindung stehend — noch ein Teil des Nervensystems, den man allgemein, aus morphologischen wie physiologischen Gründen, als eine Art Centrum auffaßt. Es sind das Ansammlungen von Ganglienzellen und Nervenfasern, die sich am Medusenschirmrand, je in unmittelbarer Nähe der Randkörper oder Lithocysten haben finden lassen (Hesse). Sehen wir uns daher zunächst die Randkörper an: Sie »sitzen, acht an Zahl, subumbrellar an den Enden der acht radialen und interradialen Gefäßkanäle, ganz nahe dem Schirmrand«. Jeder Randkörper (*Rhizostoma*) ist ein gestreckter hohler Körper, dessen Innenraum mit dem Radiärgefäß zusammenhängt, eine Fortsetzung desselben bildet (Hesse). Wir unterscheiden an ihm den Stiel (Eimer) und den Endteil, den »Kristallsack«. »Dieser letztere besteht vornehmlich aus einer verdickten Entodermlage, überzogen von einer verhältnismäßig dünnen Ectodermlage, zwischen beiden eine unbedeutende Mesodermschicht. Das Entoderm, ursprünglich wohl aus ebenmäßigen hohen Zellen bestehend, ist umgebildet zu einer großen Anzahl »wabenförmiger Hüllen, welche . . . je mit einem Kristall erfüllt«, nur durch wenig pigmentführende Zwischenmasse voneinander getrennt sind (Hesse). Das Ectoderm, welches das entodermale Kristallgewebe, sowie den ganzen Randkörperstiel umkleidet, ist ein typisches Sinnesepithel und besteht aus Sinnes- und Stützzellen, auf dem Stiele ist es am mächtigsten entwickelt. Ein aus den leitenden Fortsätzen der Sinneszellen bestehender Nervenfilz befindet sich hier innerhalb des Epithels selbst. Diese Fasern laufen im wesentlichen dem Schirmrande zu (in »proximaler« Richtung). Je mehr sich der Strang dem Schirmrande nähert, (am Stiel des Randkörpers), umso dicker wird seine Fasermasse, die beginnt, zahlreiche Ganglienzellen aufzuweisen (besonders an den Seiten und dem hinteren Teile der Randkörperbasis). Zu diesem einen Sinnesepithel mit ganglionärer Faserschicht gesellen sich noch zwei andre Sinnesbezirke, die innere und die äußere Sinnesgrube.

Die innere Sinnesgrube befindet sich unter dem Randkörper nach innen zu von diesem, und ist ein Teil der, eben hinter jenem Sinnesorgane gelegenen »Randkörpernische« selbst, deren obere Wand und oberer Teil der Seitenwände hier mit hohem Sinnesepithel besetzt ist, das demjenigen des Randkörpers völlig gleich ist. Beide Epithelien gehen am Vorderrand der »inneren Sinnesgrube« ineinander über. Im Nervenfilz dieses Epithels befinden sich wiederum zahlreiche

Ganglienzellen. In den beiden mit Ganglienzellen versehenen Nervenfaserschichten (Randkörper, innere Sinnesgrube) ist HESSE geneigt, das eigentliche Centralnervensystem der Meduse zu sehen (S. 430).

Die äußere Sinnesgrube, die oberhalb des Randkörpers, auf dem Exumbrellarande liegt, hat zwar gleichfalls Sinnesepithel mit Nervenfilz, aber HESSE konnte in diesem keine Ganglienzellen nachweisen, so daß dieser Bezirk eine Centrenrolle nicht spielen dürfte.

Vom Nervenfilz des Randkörpers und der inneren Sinnesgrube »gehen radial verlaufende Nervenfasern hervor, welche kontinuierlich bis zum (beschriebenen) Nervennetz der Subumbrella ziehen. Es ist dies nur eine Faserstraße, wenn man will, ein Radialnerv, der zum Netz hinführt.« (BETHE, S. 88). Der Radialnerv ist gleichfalls mit Ganglienzellen versehen.

Die Muskulatur: »Durch die Radialstraße«, sagt HESSE, S. 442, »und die Ringstraße[1] werden auf dem peripheren Teile der Subumbrella acht Felder abgeteilt. Sie sind auch äußerlich geschieden und mit bloßem Auge daran zu erkennen, daß auf diesen Feldern das Epithel parallel dem Schirmrande leicht gefaltet ist, während in dem Gebiete der radiären Nervenstraßen diese Falten fehlen; die Falten dienen offenbar zur Vergrößerung der mit Muskeln besetzten Oberfläche.

Die Muskulatur beschränkt sich nicht völlig auf diese »Muskelfelder«; in deren periphersten Teilen gehen Muskelringe auch unter den Ringstraßen hindurch.

Die Muskeln verlaufen bei den uns beschäftigenden Arten durchaus circulär, das heißt dem Schirmrande konzentrisch. Sie verringern durch ihre Verkürzung den glockenförmigen Raum, den die Subumbrella unter sich einschließt. Da dies ruckweise geschieht, so wird das Wasser mit ziemlicher Wucht daraus vertrieben, der Rückstoß treibt daher das Tier vorwärts, die Exumbrella voran. Die Elastizität der Gallertmasse des Schirmes, im Bestreben den Schirm abzuflachen, dient der Muskulatur zum Antagonisten, so daß also der locomotorische Rhythmus aus abwechselnder (pulsierender) Kontraktion und Erschlaffung der Ringmuskeln besteht. Die Mechanik dieser Bewegung wurde vielfach untersucht (vgl. z. B. BETHE a. a. O.), sie soll uns hier aber nicht beschäftigen.

---

[1] So nennt HESSE den Teil des peripheren Netzes, der am meisten dem Schirmrande genähert ist, woselbst jegliche Muskulatur fehlt. Diese »Ringstraße« stellt die direkteste Verbindung zwischen je zwei Randkörpercentren dar. BETHE rechnet sie offenbar ohne weiteres dem peripheren Nervennetz zu.

Die Centrenfrage bei den acraspeden Medusen in der Literatur.

Von der umfangreichen Literatur über die Bewegung der Medusen, können uns naturgemäß nur solche Arbeiten beschäftigen, die sich auf die Bedeutung der beschriebenen Randelemente und ihre mögliche Centrenfunktion beziehen.

Der erste Forscher, der sich eingehend durch Versuche mit dieser Frage beschäftigte, war Eimer[1]. Nach seiner Meinung soll das Centralnervensystem der acraspeden Medusen enthalten sein im Randkörperstiel und der Stelle des Schirmrandes, an welcher die Randkörper ansitzen, der »contractilen Zone«. Sie ist jedoch nur als der »konzentrierteste Teil« des centralen Nervengewebes aufzufassen, da dieses »im weiteren Sinne ganz wie bei *Beroe* in der ganzen Körperoberfläche zu suchen ist.«

Eimer entfernt nun an ganzen Medusen, oder Stücken ihres Schirmes[2], sei es alle Centren, sei es alle bis auf eine »contractile Zone«. Bleibt dem Präparate auch nur ein Randkörper, so verhält es sich im wesentlichen wie eine normale Meduse, anders, wenn ihm alle contractilen Zonen exstirpiert worden waren: Dann war das Tier (oder das Stück) unmittelbar nach der Operation völlig unbeweglich, wie tot. Zerstört er nur die Randkörper, den Teil der »contractilen Zone«, der sich am Schirmrande selbst befindet, intakt lassend, (*Rhizostoma-Cassiopea*), so kann gelegentlich bei Schirmstücken die Bewegung kurze Zeit zum Schwinden gebracht werden, allein stets erfolgt dann baldige Erholung. Bei ganzen Medusen aber alteriert die Entfernung sämtlicher Randkörper, an ihrer Wurzel, die rhythmische Kontraktionsfähigkeit in den meisten Fällen gar nicht; wenn wir wenigstens von einer kurzen »Bestürzungsperiode« absehen. Weitere Versuche zeigen nun, daß häufig auch diejenige Lähmung keine dauernde ist, die durch Entfernung aller »contractilen Zonen« bedingt wird: Unter günstigen Bedingungen (z. B. in der See), aufbewahrte Stücke von *Aurelia aurita*, aller contractilen Zonen beraubt, können

[1] Eimer, Th., Über künstliche Teilbarkeit von *Aurelia aurita* und *Cyanea capillata* in physiologische Individuen. Sitz.-Ber. physik. med. Ges. Würzburg (13. Dez. 1873). Verhandl. N.-F. Bd. VI, 1874. — Bericht 50. Versammlung deutscher Naturf. u. Ärzte, München 1877. — Die Medusen physiologisch und morphologisch auf ihr Nervensystem untersucht. Tübingen, Lauppsche Buchhandlung, 1878.

[2] Solche Stücke mit intaktem Schirmrande pulsieren in normaler Weise.

wieder zu selbständiger Kontraktionstätigkeit gelangen. Ja er beobachtete (in Neapel) Medusen, »welche durch das Ausschneiden der Randkörper, samt größeren Stücken des Schirmrandes, welchem sie ansitzen, in so geringem Grade alteriert werden, daß sie kurze Zeit nach dieser Operation ihre rhythmische Kontraktion wieder fortsetzten« (1878, S. 42). Es handelte sich um ältere Exemplare von *Rhizostoma cuvieri*. Zwei der Präparate, ihrer Centren beraubt, erhielten sich in den Behältern der Station 8 Tage lang munter, wobei nicht verschwiegen werden darf, daß der Besitz von Randkörpern längeres Leben unter gleichen Bedingungen gewährleistet. Es gelang sogar, Aurelien zu halbieren, eine Hälfte aller contractilen Zonen zu berauben, die andre normal belassend: beide Hälften schlugen nicht selten in gleicher Frequenz. Ja, ganze Medusen werden zuweilen durch Entfernung aller Randcentren nur in geringem Grade in ihrer rhythmischen Kontraktionstätigkeit gestört.

Aus allen diesen Versuchen ergeben sich nach Eimer (1878, S. 128) für Acraspeden folgende Resultate: Die Beherrschung der Kontraktionen des Schirmes und damit die Beherrschung der Ortsveränderung und sämtlicher vegetativer Tätigkeit geht wesentlich von den Nervencentren des Randes aus. Allein »das centrale Nervensystem der Toponeuren (Acraspeden) kann nicht auf die Randlappen beschränkt sein, sondern es müssen sich Nervencentren auch sonst, über den Schirm verbreitet, wenngleich in spärlicher Anzahl, finden.« Die Erholung wird der Bildung von »Ersatzkontraktionscentren« zugeschrieben. Die präformierten Centren der Subumbrella aber müssen im Verhältnis, sei es viel geringer an Zahl sein als die Randkörper, oder, falls das nicht zutrifft, geringer an Kraft.

Die zwar oft vorhandenen, aber geringfügigen Lähmungserscheinungen, die entstehen, wenn man nur die Randkörper entfernt, werden einstweilen so gedeutet, »daß den Randkörpern allerdings eine Rolle bei der Anregung der rhythmischen Kontraktionstätigkeit zugeschrieben werden möchte, wenngleich eine untergeordnete«. Hauptsächlich dürfte der Wegfall des Stieles an den Lähmungen, die man allenfalls beobachtet, schuld sein, denn, »in noch geringerem Grade (als Entfernung der ganzen Randkörper), stört das alleinige Entfernen der Otolithensäckchen«. Auf Eimers Erörterung der Frage, ob das Nervensystem des Stieles ein Teil des Centrums sei, oder ob es als Sinnesganglion, die Wirkung seiner Entfernung aber als »Shock« aufgefaßt werden müsse, wollen wir nicht eingehen.

Etwas später als Eimer, aber unabhängig von ihm, publizierte

Romanes[1] ganz ähnliche Erfahrungen über das Nervensystem von Medusen. Auch er fand, daß der Rand acraspeder Medusen der Hauptsitz der »Spontaneität« sei, aber keineswegs ihr ausschließlicher Sitz. Denn die Lähmung nach Abtragung ist selten von Dauer. »After a variable period occasional contractions are usually given, or in some case the contractions may be resumed with but little apparent detriment" (1877, S. 279). *Cyanea capillata* verhält sich ähnlich wie *Aurelia*, aber die sofortige und vollständige Lähmung des Schirmes "is not of such comparatively frequent occurrence, as it is with *Aurelia aurita*". Nach Abklingen des Shocks erfolgt stets wieder Bewegung. Romanes gelangt zu folgendem Schluß: "In the minority of cases one or more supernumerary locomotor centres assert their presence in some part or parts of the general contractile tissue of the gonocalyx immediately after the removal of its margin". In der Regel aber "additional centres of spontaneity become, so to speak, developed after the laps of a greater or less interval of time, so that one cannot be quite sure, even for an hour after the operation, that the paralysis however complete up to that time, will prove itself permanent" (p. 275f.). Freilich kann die Lähmung auch dauernd sein.

Wir kommen nun zur Frage, welcher Teil des Randes als Centrum anzusehen ist. Hier weicht Romanes' Meinung von derjenigen Eimers ab: Nicht die contractilen Zonen Eimers, sondern lediglich die Randkörper sind als Centren anzusehen, nur sie regen die rhythmische Bewegung an.

Eine wesentlich richtigere Einschätzung erfahren diese Resultate in der neueren amerikanischen Literatur. So kommt Yerkes[2] für die Hydromeduse *Gonionemus* zum Schlusse: "Spontaneity is not dependent upon the central nervous system, but upon the high degree of irritability of certain parts of the margin of the bell. The marginless bell of G. fails to show spontaneous movements, except in rare cases[3], simply because it is insensitive to other than strong stimuli." —

[1] Nature. Vol. XI, 1874, ferner Romanes, George J., Preliminary Observations on the Locomotor System of Medusae. Philos. Transact. R. Soc. London. Vol. CLXVI, 1877, S. 269. — Further Observations on the Locomotor System of Medusae. Philos. Transact. R. Soc. London, Vol. CLXVII. 1878, S. 659. Siehe auch Jellyfish, Starfish and Sea Urchins etc. London 1885.

[2] Yerkes, Robert M., A Contribution to the Physiology of the Nervous System of the Medusa *Gonionemus murbachii*. II. The Physiology of the Central Nervous System. Amer. Journ. Physiol. Vol. VII. 1902. p. 181.

[3] Bei Hydromedusen ist die Bewegung in viel höherem Maße von dem Vorhandensein des Randes abhängig als bei Acraspeden.

Für acraspede Medusen kommt ALFRED G. MAYER[1] zu ganz ähnlichen Anschauungen. Wie es bekannt war, daß eine randlose Meduse künstliche Reize mit rhythmischen Schlägen beantwortet, so fand MAYER, daß es genügt, ringförmige Einschnitte besonderer Art und Anordnung in die subumbrellare Muskulatur zu machen, um die randlose *Cassiopea*, einmal durch künstlichen Reiz angeregt, dauernd in rhythmischer Tätigkeit zu erhalten, die sich, verglichen mit der normalen, durch gesteigerte Schnelligkeit auszeichnet. Dabei ist an sich gerade bei *Cassiopea* der Schlag in hohem Maße von der Anwesenheit des Randes abhängig.

Es fehlt also mit andern Worten der »gelähmten« *Cassiopea* lediglich an Reizung, um ihre rhythmische Bewegung ausführen zu können. Für die Empfangsorgane des randlosen Schirmes ist Seewasser kein hinlänglicher Reiz. Anders *Aurelia* und *Dactylometra*, die, ihres Randes beraubt, in Seewasser schon wenige Minuten nach der Operation, sobald sie sich vom Shock erholt haben, zu pulsieren anfangen. Für diese Arten sind die Sinnesorgane des randlosen Schirmes dem Seewasser gegenüber hinreichend reizbar, um den Rhythmus unterhalten zu können: Die Wirkungen der Randkörper und der Sinneszellen irgendeines Teiles der Subumbrella auf die Bewegung unterscheiden sich nur quantitativ voneinander.

Bezüglich der Frage, ob die Sinnesorgane des Randkörpers (ROMANES) oder der Nervenfilz im Stiel die Bewegung anregt, vertritt MAYER die erstgenannte Auffassung, wie sich das aus dem Vorstehenden ganz von selbst ergibt: "I find", sagt er, "that if one cuts off the tip of the last remaining sens-organ of *Cassiopea*, thus removing the otoliths and pigment spot, but leaving the stalk of the sense-organ intact, the disk is instantly paralyzed." Tritt bei dauernd gelähmten Cassiopeen Regeneration der Sinnesorgane ein, so nimmt die Pulsation erst mit der Ausbildung von Pigmentfleck und einiger kleiner Otolithen ihren Anfang.

Schon im Jahre 1901 hatte J. v. UEXKÜLL[2] Versuche mitgeteilt, angetan ROMANES' Anschauung gegen EIMER zu stützen, daß nämlich die Sinnesorgane der Randkörper die Bewegung ihrer Träger anregen. Er stellte sich von *Rhizostoma pulmo* ein Präparat mit nur einem Randkörper her. Verhindert man diesen mit einem beliebigen Gegen-

---

[1] MAYER, ALFRED G., Rhythmical Pulsation in Scyphomedusae. Carnegie Institut. of Washington. Publ. Nr. 47. 1906.

[2] v. UEXKÜLL, J., Die Schwimmbewegung von *Rhizostoma pulmo*. Mitt. Zool. Stat. Neapel. Bd. XIV. 1901. S. 621.

stand am Schwingen, so steht momentan der ganze Schirm still. Meist genügt es, den Randkörper passiv in leichte Bewegung zu setzen, um eine Reihe von Schlägen hervorzurufen. Allein v. UEXKÜLL nimmt, verglichen mit allen andern Autoren, insofern eine Sonderstellung ein, als er der Lähmung nach Entfernung der Randkörper eine viel größere Bedeutung zuerkennt, als eben jene andern Autoren. Das Schlagen randkörperloser Medusen, das v. UEXKÜLL stets nur geraumere Zeit nach der Operation hat beobachten können, faßt er weder als Erholung, noch als Zeichen der Bildung accessorischer Centren auf, sondern es bedeutet für ihn Erkrankung, Degeneration: »An solchen alten Tieren erkennt man viele absterbende, weißlich gewordene Stellen, die einen Krankheitsherd darstellen, von dem aus sehr gut Reize ausgehen können« (S. 625). Auch BETHE (a. a. O. S. 410) neigt der Ansicht zu, daß jedwede Regeneration der Bewegung, sei es auf abnorme Reize durch abgestandenes Seewasser, sei es durch Absterbeerscheinungen bedingt werde.

Diskussion und eigene Untersuchungen.

Betrachtet man alle diese Resultate, so wird man unschwer sehen: Das Randnervensystem, als ein Centrum des Rhythmus, sein Vorhandensein, als conditio sine qua non der spontanen Bewegung anzusehen, geht nicht mehr an. Gar zu viele Forscher treten dafür ein, daß die Lähmung, falls sie überhaupt nachzuweisen ist, schon bei Verlust der Randsinnesorgane zustande kommt. Aber auch abgesehen von diesen Versuchsergebnissen, wird sich der Leser nicht des Eindrucks haben erwehren können, daß die rhythmusanregende Funktion des Randes nur von relativer Notwendigkeit ist; von einem Centrum der Bewegung im üblichen Sinne des Wortes wäre nicht nur unmittelbare, sondern auch dauernde Lähmung, nach Exstirpation, zu erwarten. Das häufige unmittelbare Auftreten von Bewegungen, nach der Operation, schließt auch die Annahme einer Regeneration oder Bildung eines sekundären Centrums aus. Man bedenke, daß selbst der regelmäßige, absolute Ausfall einer Erscheinung nach Exstirpation eines Centrums nur mit Vorsicht benutzt werden kann, zu beweisen, daß wir es mit dem Centrum jener Bewegung zu tun hatten. Sicherlich wird man dann eine mit solch geringer Sicherheit und Dauer auftretende Lähmung als Beweis dieser Art nicht gelten lassen. Alles spricht viel eher dafür, daß nach Entfernung der Randkörper für das Zustandekommen der Pulsation die Anregung, und zwar nur in hinreichender Menge, fehlt. Darin sind sich die verschiedenen neueren Forscher

einig, wissen sie doch, daß auch bei der gelähmten Meduse durch künstliche Reize der Rhythmus stets wieder in die Wege zu leiten ist. Strittig bleibt nur die Frage, ob es der randkörperlosen Meduse unmöglich geworden ist, unter allen Umständen aus eignen Mitteln die Pulsation wieder in Gang zu setzen. Es fragt sich also, hat v. Uexküll recht oder ist die Meinung der andern genannten Autoren richtig. Im Grunde läßt sich die Frage ja schon aus den vorliegenden Versuchsergebnissen dahin beantworten, daß der Rhythmus bei manchen Medusen (z. B. *Aurelia aurita*) so unmittelbar nach der Operation wieder einsetzen kann, daß an eine Erklärung durch abnorme Reizung, verursacht durch absterbende Gewebselemente, gar nicht zu denken ist. 8 Tage lang konnten randlose Medusen schlagend am Leben erhalten werden, wie schon Eimer fand. Absterbeerscheinungen aber spielen sich — wie ich glaube behaupten zu können — bei Medusen mit viel größerer Geschwindigkeit ab. Um mir Gewißheit über diese Dinge zu verschaffen, habe ich meinerseits einige Versuche angestellt, denen naturgemäß nur der Wert von Nachuntersuchungen zukommt.

Zunächst muß festgestellt werden, daß die Medusen außerordentlich zarte Tiere sind, die in den meisten Fällen operative Eingriffe schlecht genug aushalten. Die Reizbarkeit künstlichen Reizen gegenüber sinkt oft in ganz auffallender Weise unter der Hand des Experimentators, während sie sich bei andern, offenbar stärkeren Individuen unter gleichen, keinesfalls ungünstigen Bedingungen stundenlang konstant erhalten kann. Das ist eine Tatsache, die wir bei Beurteilung der mitgeteilten Resultate der verschiedenen Autoren nicht außer Acht lassen dürfen. Nicht immer dürften die Versuche Aufschluß über die Wertigkeit der verschiedenen in Betracht kommenden Sinnesorgane geben, sondern eher über die mehr oder weniger große Widerstandsfähigkeit der betreffenden Objekte. Daß die so häufig beobachteten Absterbeerscheinungen je von abnormen Reizerscheinungen begleitet gewesen wären, habe ich nie beobachtet; schon meine Erfahrungen bei andersgearteten Versuchen machen es mir wahrscheinlich, daß ein späteres Wiederauftreten der Pulsationen, entgegen v. Uexkülls Meinung, Erholung, keine Degeneration bedeutet. Zu beweisen ist das durch derartige Allgemeinerfahrungen an unseren Objekten natürlich nicht. Ich habe aber einwandfrei zeigen können, daß gerade kräftigste, frischeste Exemplare am ehesten, trotz Beraubung ihrer Randorgane, überhaupt nicht die Fähigkeit spontaner Bewegung verloren. Diese meine Erfahrungen beziehen sich auf *Rhizostoma octopus* (*cuvieri*) die ja keineswegs gegen den Eingriff so unempfindlich

ist, wie *Aurelia aurita,* die mir nicht zur Verfügung stand. In der Tat habe ich in sehr vielen Fällen das Fehlen spontaner Bewegung nach Entfernung meist des ganzen Randes beobachtet; ich will aber hier einen Fall beschreiben, bei dem von solcher totalen Lähmung nichts wahrzunehmen war.

Der Schirm einer *Rhizostoma* (soeben gefangen in ganz frischem Seewasser) wird durch radiäre Schnitte in vier Teile zerlegt. Einem Teile wird der Rand nebst den Randkörpern belassen (»normales« Stück); einem zweiten werden die Randkörper entfernt; endlich den beiden übrigen der ganze Rand mit scharfem Rasiermesser gründlich abgeschnitten.

Alle vier Teile schlagen fast unmittelbar nach der Operation. Die Erholung gibt sich nur durch Zunahme der Schlagfrequenz zu erkennen. Nach 30 Minuten wird die Zahl der Pulsschläge während einer Minute festgestellt. Es ergibt sich:

Innerhalb je 1 Minute führen Schläge aus:

Normales Stück	Stück ohne Randkörper	Stück ohne Rand 1	Stück ohne Rand 2
16	4	4	7
17	0	1	6
17	2	3	10
—	4	2	5
	4	—	—
—	6	—	—

1 h. p. Op. 24.

Andern Tages ergeben sich in gleicher Weise folgende Mittelzahlen (19 h. p. Op. in frischem Seewasser):

Normales Stück	Stück ohne Randkörper	Stück ohne Rand 1	Stück ohne Rand 2
30—32	13	6	7

Die Stücke ohne Rand zeichnen sich durch die größte Unregelmäßigkeit aus[1]. Das normale Stück macht meist vier bis sieben schnelle Schläge, dann tritt Pause ein. Das Stück ohne Randkörper macht nur zwei bis vier Schläge zwischen je zwei Pausen. Bei den randlosen Teilen erfolgt meist schon nach jedem einzelnen, höchstens zwei Schlägen eine deutliche Pause.

Wir sehen, schon die Vierteilung übt eine Shockwirkung aus, die

[1] Trotzdem ist es keineswegs statthaft, zwischen den Schlägen der Randlosen und den Rhythmen der Normalen, oder der Randkörperlosen prinzipielle Unterschiede annehmen zu wollen. Man kann lediglich von quantitativen Unterschieden reden.

wir am normalen und randkörperlosen Stück am deutlichsten dadurch wahrnehmen können, daß in ausgesprochenem Maße Erholung eintritt. An eine Reizung der abnormalen Stücke durch Degeneration ist nicht zu denken, da sie so gut wie gar nicht gelähmt werden (wie dies ja auch bei vielen Versuchen andrer Forscher der Fall war). Das Seewasser aber war bei beiden Bestimmungen durchaus frisch, auch war es in ausgiebigen Mengen vorhanden. Wir können also mit Bestimmtheit sagen, weder die Randkörper, noch die übrigen Nerven- und Sinnesorgane des Randes sind zum Zustandekommen des rhythmischen Schlages kräftiger Medusenstücke nötig.

Daß der Unterschied in der Schlagfrequenz der normalen und der abnormalen Stücke durch das Fehlen von Sinnesorganen zu erklären ist, ist zum mindesten sehr wahrscheinlich. Diese Annahme wird noch wahrscheinlicher, wenn wir in einem späteren Abschnitte hören, daß gerade die ihres ganzen Randes beraubten Stücke künstlichen Reizen gegenüber die niedrigste Reizschwelle zeigten. Die Spontaneität wird also um so größer sein, je mehr Empfangsorgane sich an ihrer Erzeugung beteiligen: das randkörperlose Stück schlägt nach völliger Erholung schneller, als die beiden randlosen Stücke[1], denen ja mit dem breiten Randstreifen noch manche Sinneszelle des Ectoderms entfernt wurde, auch mögen ja die Stücke, die nur der Randkörper beraubt worden waren, ihre Sinnesgruben ganz oder teilweise noch besessen haben. Ich habe leider nicht darauf geachtet[2].

Besteht Analogie zwischen dem Verhalten der Medusen und demjenigen der bis jetzt untersuchten „Reflexarmen?“

Der Besitz von diffusen Nervennetzen, die »Ubiquität« reflektorischer Reizbarkeit, endlich die »Ubiquität« der locomotorischen Rhythmen, die wir feststellten, macht es in höchstem Grade wahrscheinlich, daß die Medusen, gleich den Actinien, sich im wesentlichen verhalten würden, wie die vor uns mit dem Namen »Reflexarme« belegten Tiere. So haben wir uns zunächst zu fragen, ob die locomo-

[1] Man vergesse aber nicht, daß EIMER gelegentlich eine halbe *Aurelia* ohne »contractile Zonen« ebensoschnell hat schlagen sehen wie die andre normal gebliebene Hälfte.

[2] HESSE meint (a. a. O. S. 125), solche operierte Stücke würden vielleicht durch die Wasserbewegungen, erzeugt durch die Schläge der im gleichen Becken befindlichen normalen Teile, gereizt. Demgegenüber sei bemerkt, daß die abnormalen Stücke auch dann schlagen, wenn man sie je in besonderen Gefäßen isoliert beobachtete, ja, auf einer Glasplatte, außerhalb jeden Wassers.

torische Muskulatur, vergleichbar derjenigen aller »Reflexarmer« auch eine Tonusfunktion besitzt.

Besitzt die Muskulatur der Medusen eine Tonusfunktion?

Daß bei Saumquallen Manubrium wie Tentakeln »Tonusmuskulatur« besitzen, kann nach dem, was wir über diese Gebilde wissen, nicht bezweifelt werden. Allein wir wollten uns auf die Schirmmuskeln der Acraspeden beschränken. Muskeln mit Tonusfunktion bei Schnecken Ascidien und Actinien geben sich rein äußerlich dadurch zu erkennen, daß man sie niemals im Zustande absoluter Erschlaffung beobachten kann, so lange sie leben, auch wenn sie, vom Tiere isoliert, zur Beobachtung kommen. Wenn wir einen (lebenden) Schneckenmuskel in irgendeinem beliebigen Zustande[1] mit hinreichendem Gewicht belasten, so gibt er, sich dehnend, der Last mit bestimmter Geschwindigkeit und in bestimmtem Grade nach. Mehr Gewicht bedeutet stets mehr Dehnung. Das Ende dieses Dehnungsvermögens dürfte nur nach sehr geraumer Zeit zu erreichen sein. Denn alle tonischen Reaktionen zeichnen sich durch ihre Langsamkeit aus, und unterscheiden sich schon dadurch in vollstem Maße etwa von der Dehnung eines elastischen Bandes.

Belastet man nun aber ein Stück Medusenmuskel (eventuell nach Entfernung der Gallerte) und zwar so vorsichtig, daß keine Kontraktion verursacht wird, so zieht das zwar eine geringe unmittelbar erfolgende elastische Dehnung nach sich, keineswegs aber jenen langsamen Tonusfall, jene tonische Anpassung an die Überlast. Der ruhende Medusenmuskel (gleich demjenigen von *Cancer pagurus* usw.) verhält sich einem Gewichte gegenüber nicht anders, als ein elastisches Band. Bringt man ihn zur Verkürzung, so wird er auch bei eintretender Erschlaffung sich stets wieder zu der gleichen Länge ausdehnen, die er vor der Verkürzung besaß (vgl. auch BETHES Kurven, deren Nullpunkt fast stets der gleiche ist, a. a. O. S. 426).

Ein Zahlenbeispiel mag hier genügen, bei dem wir das Verhalten des Medusenmuskels mit demjenigen der Actinie, *Actinoloba dianthus*, vergleichen wollen. Die Ablesungen werden mit Hilfe eines isotonischen Hebels vorgenommen, dessen Bewegungen an einer Skala abgelesen werden. Diese ist in 13 Teile zerlegt, die ihrerseits decimal eingeteilt worden sind[2]. Die Zahl 13 befindet sich oben, der Hebel erreicht sie bei entsprechender Muskelverkürzung.

[1] Natürlich nicht im Zustande maximaler Cocainvergiftung!

[2] Die Technik findet man beschrieben in: HERM. JORDAN, Beitrag zur physiol. Technik für »Tonusmuskeln« usw. Arch. ges. Physiol. Bd. CXXI. 1908. S. 221.

Die Fußscheibenmuskulatur von *Actinoloba dianthus* mit 9 g belastet am isotonischen Hebel.

Hebelstand zu Beginn des Versuches 12:

Zeit	Hebelstand
3h56′	12
3h57′	9,65
4h4′	8,6
4h46′	4,0

Cyanea: Hebelstand bei Belastung mit 1 g 9,
» » » 3,5 g[1] 8,5.

Der Hebel stellt sich (bei *Cyanea*) je unmittelbar auf die angegebene Zahl ein, und, falls keine Kontraktion eintritt[2], behält er diese Lage innerhalb beliebiger Zeiträume (so lange die Muskulatur lebt) bei.

Das Fehlen jeder Tonusfunktion beim Medusenmuskel zeigen auch folgende Versuche: Der zur Locomotion dienende Tonusmuskel verfügt, wie gesagt, über einen Apparat, der es ihm erlaubt, bestimmte Verkürzungsgrade beizubehalten oder anzunehmen, deren er zur Erzeugung eines bestimmten Innendruckes im Tiere (normaler Turgor) bedarf. Allein dieser Apparat ist zugleich ein Hindernis für seine Beweglichkeit (man denke an die langsamen Bewegungen der Schnecken). Je geringer nun der Tonus momentan entwickelt ist, um so weniger hindert er die Beweglichkeit: Alle Mittel, die imstande sind, den Tonus herabzusetzen, steigern die Reizbarkeit des Muskels. Z. B. der durch Belastung gedehnte Schnecken- oder Actinienmuskel ist reizbarer (niedere Reizschwelle, ausgiebigere Kontraktion bei gleichem Reize), als der nicht gedehnte. Wie verhält sich das bei den Medusen?

Cyanea. Stück vom Schirm. Die Muskulatur liegt auf der Glasplatte des a. a. O. 1908 beschriebenen Apparates, auf zwei Staniolstreifen, die mit dem Inductor in Verbindung stehen. Reizung mit Einzelöffnungsschlägen. Die Muskelverkürzung wird auf den isotonischen Hebel übertragen, dessen Bewegungen an der oben beschriebenen Skala abgelesen werden.

Belastung	Hebelstand vor Reizung	Höchsthebelstand infolge der Reizung
1 g	9	11,3
	9,4[3]	11,4
	9,4	11,3

[1] Die Anwendung zu großer Gewichte verbietet sich durch die Zartheit der Medusengewebe.

[2] Durch Entfernen des Randes kann man solche ja in der Regel vermeiden.

[3] Daß hier der ursprüngliche Hebelstand nicht wieder erreicht wird, liegt an der geringen angewandten Belastung.

Belastung	Hebelstand vor Reizung	Höchsthebelstand infolge der Reizung
3,5 g	8,5	8,7
	8,4	8,7
1 g	8,8	10,4
	8,8	10,45
2 g	8,3	9,3
	8,3	9,3

Der gleiche Versuch mit Bestimmung der Reizschwelle: Wechselstrom. Es wird je bei verschiedener Belastung der maximale Rollenabstand bestimmt, der noch eben Muskelverkürzung veranlaßt:

Cyanea.

Belastung	größt. Rollenabstand, d. noch Reizung erwirkt
6 g	R.-A. = 9,3 cm
1 g	R.-A. = 9,4 cm

Andrer Versuch, Belastung	größt. Rollenabstand, d. noch Reizung erwirkt
1 g	R.-A. = 9,9 cm
7 g	R.-A. = 9,7 cm
1 g	R.-A. = 9,8 cm

Mit andern Worten, die Belastung (und Dehnung) steigert nicht nur die Reizbarkeit nicht, sondern im Gegenteil, sie setzt die Reizbarkeit, sowie die Strecke, um die, bei gleichem Reize der Muskel sich zusammenzieht, herab.

Wir haben es also bei den Medusen mit einer Tiergruppe zu tun, die zwar unzweifelhaft mit den »Reflexarmen« in vielen wesentlichsten Punkten bezüglich ihres neuromuskulären Verhaltens übereinstimmt, der aber jegliche Tonusfunktion fehlt. Und wir erkennen daraus auch, wie das Auftreten und Fehlen dieser eigentümlichen Leistung von den jeweiligen biologischen Notwendigkeiten abhängt. Keinesfalls braucht der Besitz dieser Funktion, für einen ganzen Tierkreis, charakteristisch zu sein: Die locomotorische Muskulatur der Gastropoden besitzt sie, die der Cephalopoden hingegen nicht. Das gleiche Verhältnis stellen wir zwischen Actinien und Medusen hier fest, nur mit dem Unterschied, daß die Medusen, im Gegensatz zu den Cephalopoden, trotz dieses Fehlens zu den »Reflexarmen« zu zählen sind. Wo also die Gesamtmechanik des Tieres das stete Beibehalten eines regulierbaren Verkürzungsgrades von seiten der locomotorischen Muskulatur nicht beansprucht, da wird die Tonusfunktion, als der schnellen Beweglichkeit hinderlich, beiseite gelassen, sie gelangt nicht zur Ausbildung. Bei den Medusen ist Tonusfunktion überflüssig, da die Schirmgallerte dem Tiere die nötige Festigkeit, den Muskeln das

Widerlager bietet, und außerdem die Notwendigkeit zuckender Schwimmbewegungen die Tonusfunktion der Muskulatur unzweckmäßig erscheinen läßt.

Anderseits aber ergibt sich auch wieder aus dieser Überlegung die biologische Selbständigkeit der Tonusfunktion, mag ihre Erscheinungsreihe am Muskel zustandekommen, wie sie will, auf Grund eigner Einrichtungen dieser Organe, oder durch Steigerung gewisser Eigenschaften, die in geringerem Grade jedem Muskel zukommen, wir wissen es nicht. Aber es empfiehlt sich vorderhand, diese Erscheinung am Tonusmuskel bei »biologischen« Untersuchungen als etwas besonderes, für sich, unabhängig von der eigentlich motorischen Leistung der Muskeln zu betrachten, wie wir ja auch bei Schnecken und Ascidien zeigen konnten, daß die Tonusfunktion durch ein besonderes Centrum beherrscht wird.

Für die Medusen aber haben wir gelernt: nach einer tonusregulierenden Funktion des mutmaßlichen Centralnervensystems brauchen wir nicht zu suchen. — Es bleibt uns die Frage zu beantworten, ob das Randnervensystem der Medusen in ähnlicher Weise die Reizbarkeit (Bewegung) zu beeinflussen imstande ist, wie das Cerebralganglion der Schnecken dies zu tun vermag.

Ist das Randnervensystem der Medusen ein regulatorisches Centrum für die Bewegung der Schwimmmuskulatur?

Zur Entscheidung dieser Frage, analog unsern Resultaten am Cerebralganglion der Schnecken, steht uns leider bei den Medusen nur ein Weg offen: Prüfung der Reizbarkeit mit und ohne Anwesenheit der Randcentren; und zwar aus folgenden Gründen: 1) Eine Proportionalität zwischen der Reizbarkeit einerseits, und anderseits der Strecke, um die sich bei gleichem Reiz der Muskel zusammenzieht, besteht bei Medusen in zuverlässigem Maße nicht. 2) Falls die Exstirpation des Medusenrandes an sich — wie Enthirnung bei Schnecken — Steigerung der Motilität bedingen würde, so macht der notwendig mit der Operation verbundene Wegfall von Sinnesorganen diese Steigerung mehr als wett, wie wir wissen: Exstirpation des Randes und Beobachtung überlebender Medusen ergibt keine Resultate, die mit den, an enthirnten Schnecken gewonnenen, vergleichbar wären. 3) Es fehlt bei Medusen denn auch die Möglichkeit, Versuche anzustellen, vergleichbar der einseitigen Enthirnung der Schnecken; um so mehr, als durch das besondere Leitvermögen der Nervennetze der Einfluß eines einzigen Stückes des »Randcentrums« sich auf die Gesamtmuskulatur des Tieres

erstreckt, während einseitige Entfernung von Ganglien sich bei Schnecken nur auf der zugehörigen Seite bemerkbar macht. Eimer z. B. zeigte, daß eine einzige »Contractile Zone« den Rhythmus einer ganzen Meduse zu beherrschen imstande sei. Da mir meine Zeit die Ausarbeitung einer neuen Methodik nicht erlaubte, so mußte ich mich auf jenen einzigen Weg beschränken, der mir, wie gesagt, bei diesen Analogieversuchen offen stand: Die Reizschwelle von Schirmrandstücken festzustellen, sodann den Rand gründlich zu entfernen und nachzusehen, ob die Schwelle sich geändert hat.

Ich erinnere daran, daß bei der Mundscheibe der Actinie kein solcher Einfluß auf die Reizbarkeit (so wenig wie auf die Tonusfunktion) sich hat nachweisen lassen. Ich muß gestehen, auch bei den Medusen eine negative Antwort erwartet zu haben, in der Meinung, daß alle Cölenteraten zur niedrigsten Art »reflexarmer« Tiere gehören, ausgezeichnet durch den Mangel jedes regulativen Centrums. Allein, in 18 einwandfreien Versuchen stellte ich fest, daß die Randcentren einen Einfluß der dargetanen Art auf die Reizbarkeit des neuromuskulären Systems, des Schirmes, in der Tat recht wohl ausüben!

Ich will einige Versuchsprotokolle, als Beispiel, mitteilen:

Die Stücke des Schirmrandes kommen wie in den vorher beschriebenen Versuchen, auf einer Glasplatte, auf zwei Elektroden zu liegen, derart, daß die Subumbrella direkt auf den Elektroden aufliegt. Gereizt wird durch Wechselströme, bestimmt wird der maximale Rollenabstand, der noch Bewegung auslöst:

	Schwelle
1) *Chrysaora.* Normales Stück	R.-A = 9 cm,
Der Rand wird entfernt.	R.-A = 9,7 cm,
2) *Chrysaora.* Normales Stück	R.-A = 8,8 cm,
der Rand entfernt	R.-A = 9,9—10 cm,
3) *Cyanea.* Normales Stück	R.-A = 7,2 cm,
der Rand entfernt	R.-A = 8,6 cm,
4) *Chrysaora.* Normales Stück	R.-A = 10,2 cm,
der Rand entfernt	R.-A = 12,2—12,8cm

Nicht immer freilich sind die festgestellten Unterschiede so groß wie in den letzten Versuchen, doch war 0,5—0,6 cm Unterschied in der Regel das Minimum[1].

[1] Nach Hesse soll auch Eimer gelegentlich höhere Reizbarkeit von Medusen ohne contractile Zonen beobachtet haben.

Es galt nun eine ganze Reihe möglicher Fehlerquellen auszuschließen.

I. Spielen bei den dargetanen Versuchen die mit den Randcentren entfernten Randkörper eine Rolle?

	Schwelle
1) *Cyanea.* Normales Stück	R.-A = 8,2 cm,
Die Randkörper werden beseitigt . . .	R.-A = 8,3 cm,
Der ganze Rand wird entfernt	R.-A = 8,6 cm.

2) *Cyanea.* Normales Stück	R.-A = 7,9 cm,
Die Randkörper werden entfernt . . .	R.-A = 7,9 cm,
Der Rand wird abgeschnitten	R.-A = 8,4 cm.

Es sind also wohl sicher nicht die Randkörper, deren Entfernung die Steigerung der Reizbarkeit mit sich bringt, sondern die Randcentren. Die kleinen Steigerungen der Reizbarkeit, die der erste Versuch nach Randkörperbeseitigung vielleicht erkennen läßt, die aber kaum jenseits der Fehlergrenze liegt, mag — wenn sie überhaupt einer Erklärung bedarf — darauf zurückzuführen sein, daß wir mit dem Randkörper einen Teil des in seinem Stiel befindlichen ganglienzellenführenden Nervenfilzes mit zerstörten. Die Randkörperexstirpation wurde stets sehr gründlich vorgenommen.

II. Da wir nur über diese eine Versuchsreihe verfügen, so ist an sich die Entscheidung schwierig, ob die Reizbarkeitssteigerung, die wir nachwiesen, wirklich der Ausdruck einer regulierenden Tätigkeit der Centren und nicht vielmehr irgendwelcher pathologischen Erscheinung zuzuschreiben sei. Ich dachte hier im Besonderen an eine Art »paradoxer« oder »scheinbarer Erregbarkeitssteigerung« im Sinne Fröhlichs. Ich habe, um mir hierüber Sicherheit zu verschaffen, eine Reihe von Versuchen angestellt, berufen, zu zeigen, daß an und für sich schädigende Eingriffe eine Steigerung der Reizbarkeit herbeizuführen nicht imstande sind. Es wird zunächst untersucht, ob auch beliebige andre Eingriffe gesteigerte Reizbarkeit herbeizuführen vermögen.

a. Durch radiären Einschnitt:

	Schwelle
Chrysaora. Normales Stück	R.-A = 8,8 cm,
Es wird ein radiärer Einschnitt in den Rand angebracht	R.-A = 8,8 cm,
zur Kontrolle wird nun der Rand entfernt . .	R.-A = 9,9—10 cm.

b. Nach Feststellung der Schwelle des normalen Stückes wird parallel dem Rande, aber auf der entgegengesetzten Seite des Stückes ein breiter Streifen entfernt (»Innenrand«).

	Schwelle
Rhizostoma. Normales Stück	R.-A = 8,5 cm,
Ein Stück »Innenrand« entfernt	R.-A = 8,0 cm,
zur Kontrolle der Außenrand abgeschnitten . .	R.-A = 9 cm.

Ein Fallen der Reizbarkeit findet in längerer Zeit nicht statt.

	Schwelle
Rhizostoma. Normales Stück	R.-A = 8,4 cm,
Idem ohne »Innenrand«	R.-A = 8,4 cm
(Bei 8,5 cm wiederholt keine Reaktion erhalten.)	
Idem ohne »Außenrand«	R.-A = 9,2 cm.

Cyanea. Normales Stück	R.-A = 7,2 cm,
Idem ohne »Innenrand«	R.-A = 7,3 cm,
	(7,4 bestimmt nicht.)
Idem ohne »Außenrand«	R.-A = 8,6 cm.

Auch andre Schädigungen bedingen keinerlei Steigerung der Reizbarkeit: Bringt man Kochsalz auf den Rand, so verursacht dieses wohl Rhythmus, aber keine Steigerung der Reizbarkeit. Versuche mit Cocain ergeben gleichfalls keine Zunahme der Reizbarkeit (das Cocain wird auf den Rand aufgepinselt) eher Abnahme. Dasselbe gilt für abnorme Wärme: Eine *Chrysaora*, die bei 16,5—17,5° eine Reizschwelle von R.-A. = 8,4 cm hat, bedarf eines Stromes entsprechend R.-A. = 8,2 cm, um bei 30° C erregt zu werden. Wiederabkühlung stellt die erste Schwelle stets wieder her.

Um den unmittelbaren Einfluß der Operation in andrer Weise auszuschalten, werden Stücke vom Rande einer Meduse hergestellt; einige bleiben »normal«, andre werden ihres Randes beraubt. Nach einiger Zeit wird die Reizschwelle vergleichend festgestellt.

a) nach 20 Minuten:	Schwelle
Cyanea. Normale Stücke	R.-A. = 7,8—8,2 cm
Stücke ohne Rand	R.-A. = 8,5 cm.
Chrysaora. Normales Stück	R.-A. = 7,7 cm,
Stück ohne Rand	R.-A. = 9,1—9,3cm[1],

[1] Dieser Versuch wurde an Bord des Untersuchungsdampfers Wodan auf hoher See an einer *Chrysaora* ausgeführt, die mit einem Eimer unmittelbar vorher

b. 20 Stunden p. Op.:

Die Versuche wurden ausgeführt an den Stücken von *Rhizostoma octopus*, die trotz Beraubung von Randkörpern oder Rand fast unmittelbar nach der Operation wieder schlugen.

	Schwelle
Normales Stück	R.-.A. = 8,2 cm,
Stück ohne Rand Nr. 1[1]	R.-A. = 9,6 cm,
» » » Nr. 2.	R.-A. = 10,5 cm.

Genug, nach alledem erscheint es mir ausgeschlossen, daß die gesteigerte Reizbarkeit nach Exstirpation des Schirmrandes, als Folge eines Insultes, einer Entartung auf Grund der Verletzung aufzufassen sei: Alle möglichen Verletzungen und Schädigungen durch chemische Agentien und Wärme bedingen diese Erregbarkeitszunahme nicht, die lediglich durch Wegschneiden des ganzen Randes (nicht nur der Sinneskörper!) erzielt werden kann. Diese Steigerung der Reizbarkeit ist keine vorübergehende Erscheinung, sondern sie bleibt geraume Zeit unverändert bestehen. Dazu kommt als weiteres Argument gegen die Interpretation der Reizbarkeitssteigerung als allgemeine Degenerationserscheinung, daß z. B. bei Actinien die Entfernung der Mundscheibe von keinerlei Steigerung der Erregbarkeit begleitet ist, und endlich, falls, wie leider oft genug, die Meduse unter der Hand des Experimentators abstirbt, dies sich lediglich durch Abnahme der Erregbarkeit zu erkennen gibt.

Die Entfernung der Randcentren bedingt also eine Steigerung der Reizbarkeit des uns bekannten neuromuskulären Apparates der Subumbrella. Das heißt aber, normalerweise setzen die Randcentren die Erregbarkeit dieser Teile herab. An sich würde diese Feststellung uns zu keinerlei weittragenden Schlüssen berechtigen. Allein wir wissen, daß das Cerebralganglion der Schnecke auf das ihm unterstellte neuromuskuläre System genau die gleiche Wirkung ausübt. Wir wissen, daß gerade durch dieses Vermögen, die Reizbarkeit quantitativ zu beeinflussen, jenes Ganglion, so Bewegungsgeschwindigkeit, als Bewegungsrichtung (man denke an die Kreisbewegungen nach einseitiger Enthirnung), zu beherrschen imstande ist. Wir dürfen

aus dem Wasser geschöpft worden war (der Dampfer lag vor Anker). Daher wohl der große Unterschied, der wohl immer beträchtlicher bei lebensfrischen Tieren war.

[1] Man vergleiche auch die Zahl der Schläge, welche die beiden Stücke in 1 Minute ausführten.

daher wohl für unsre Annahme einige Wahrscheinlichkeit in Anspruch nehmen: Daß nämlich die nervösen Elemente des Schirmrandes der acraspeden Medusen gegenüber der Schirmmuskulatur mit ihren Nervennetzen, die Rolle eines regulierenden Centrums spielen, berufen, in der Norm die Reizbarkeit herabzusetzen, offenbar aber, diesen Einfluß je nach Umständen modifizierend, und so jede gerade notwendige Bewegungsgeschwindigkeit erzielend, wie ich das für die Schnecken wirklich habe zeigen können. Ob auf diesem Wege, wie bei den Schnecken, auch eine Richtungsänderung herbeigeführt werden kann, das ist eine Frage, die wir heute noch nicht einmal mit einiger Wahrscheinlichkeit beantworten können. Bemerkenswert scheint mir zu sein, daß die vier von mir untersuchten »reflexarmen« Tiergruppen folgende vier Möglichkeiten verwirklichen:

1) Actinien. Mit Tonusfunktion. Weder diese noch die Reflexerregbarkeit werden durch ein übergeordnetes Centrum reguliert.

2) Ascidien. Mit Tonusfunktion. Nur diese, nicht aber die (elementare) Reflexerregbarkeit wird durch ein übergeordnetes Centrum reguliert.

3) Acraspede Medusen. Locomotorische Muskulatur ohne Tonusfunktion. Regulatorisches Centrum nur für die Reflexerregbarkeit[1].

4) Die Schnecken (*Aplysia*, Pulmonaten) mit Tonusfunktion. Sowohl diese (Pedalganglien) als die Reflexerregbarkeit (Cerebralganglion) unterstehen je einem regulatorischen Centrum.

Die Medusen sind somit auch die einzigen »reflexarmen« Tiere, denen im Bereich der Locomotionsmuskulatur die Tonusfunktion fehlt; alle andern Wirbellosen ohne Tonusfunktion weisen, soweit daraufhin untersucht, eine völlig andre Einrichtung ihrer neuromuskulären Apparate auf, als die »Reflexarmen«, ich meine die Cephalopoden und die Crustaceen.

Tübingen, im Oktober 1911.

---

[1] Reflexerregbarkeit dürfen wir ruhig für Reizbarkeit setzen, da wir etwa bei Anwendung taktiler Reize keine andern Resultate erhalten. Ich überzeugte mich stets davon, machte aber die Hauptversuche mit elektrischer Reizung, die viel genauer dosierbar ist.

Studien am Integument der Reptilien.

I. Die Haut der Geckoniden.

Von

Dr. W. J. Schmidt,
Privatdozent in Bonn.

Mit 15 Figuren im Text und Tafel VIII—XII.

Inhaltsverzeichnis.

Einleitung.

Seit dem Beginn des verflossenen Jahrhunderts ist das Integument der Reptilien Gegenstand mancher Schrift gewesen. Daß ich seine Untersuchung wieder aufgreife, sei durch folgendes gerechtfertigt.

Zunächst sind unsre Kenntnisse von der Haut bei den einzelnen Gruppen der Reptilien sehr verschieden weit und tief: zahlreichen Arbeiten über das Integument der Eidechsen und Schlangen stehen vereinzelte über das der Krokodile und Schildkröten gegenüber. Es bedarf aber keines Hinweises, welche Vorteile aus einer Untersuchung entspringen, die auf viele Formen der verschiedenen Ordnungen ausgedehnt ist: die Möglichkeit, ein bei einer Form oder Gruppe entdecktes Strukturverhältnis durch alle Abteilungen hindurch zu verfolgen, gewährt eine Kontrolle der ersten Beobachtung und bedeutet gewöhnlich ihre Vervollkommnung, wenn nicht gar Berichtigung; ferner erlaubt erst eine gewisse Mannigfaltigkeit des untersuchten Materials, Wesentliches von Unwesentlichem zu sondern, und schließlich erwachsen auf der breiteren Grundlage der Tatsachen gesichertere Schlüsse.

Dann aber liegen nur wenige Arbeiten vor, die das Integument als Ganzes, als Organsystem, behandeln, sondern fast immer haben Einzelfragen die Untersucher in Anspruch genommen. Die Form und Anordnung der Schuppen und andern Hautelemente hat die Beachtung der Systematiker gefunden, weil sie brauchbare Unterscheidungsmerkmale liefert. Manche gröberen Strukturverhältnisse wurden schon frühzeitig, vor dem Aufschwung der Histologie seit der Mitte des 19. Jahrhunderts, bei organologisch-anatomischen Studien zutage gefördert, so vor allem die grundlegende Erkenntnis, daß an

den äußerlich sichtbaren Erhebungen der Haut, den Schuppen, Tuberkeln, Körnern usw. die Lederhaut sich beteiligt (BLAINVILLE, HEUSINGER, RATHKE). Die Histologen haben vornehmlich den Bau der Epidermis zu ergründen versucht, viel weniger sich mit dem Corium beschäftigt: die Art, Zahl und Entstehung der verschiedenen Epidermisschichten und das damit verknüpfte Problem der Häutung (CARTIER, KERBERT, LEYDIG, TODARO, MAURER u. a.), die Sinnesorgane (LEYDIG, CARTIER, TODARO, MAURER, OPPENHEIMER, W. J. SCHMIDT u. a. m.), die Schichtung der Cutis (LEYDIG, R. BLANCHARD, MAURER) und die in ihr öfter vorhandenen Verknöcherungen (CARTIER, LEYDIG, TODARO, OTTO, W. J. SCHMIDT u. a.) sind hauptsächlich Gegenstand ihrer Untersuchungen gewesen. Über die embryonale Entwicklung des Hautreliefs liegen nur wenige Mitteilungen vor (KERBERT, BRAUN, MAURER, STEHLI). Eine gesonderte Bearbeitung erfuhren ferner einige Hautorgane wie die Schenkelporen, Cloakensäckchen und ähnliches (FICALBI, SCHÄFER, TÖLG u. a.). Schließlich gab der bei einer Reihe von Reptilien vorhandene Farbenwechsel der Haut Veranlassung zu physiologischen Beobachtungen und Versuchen, die jetzt eine reiche Literatur darstellen. Bei dieser Lage der Dinge fehlt eine allgemeine Darstellung der Haut der Reptilien als Organsystem, die heutigen Ansprüchen genügt, und man gerät in einige Verlegenheit, wenn man Abbildungen sucht, die allen am Aufbau des Integuments beteiligten Bildungen gleichmäßig Beachtung schenken: so gibt WIEDERSHEIM (1910) in der neuesten Auflage seiner vergleichenden Anatomie einen Schnitt durch die Haut von *Lacerta agilis* als Originalfigur; und hier handelt es sich nicht um histologische Feinheiten, sondern nur um eine gute, übersichtliche Darstellung der morphologischen Verhältnisse. Wenn also schon die weit zerstreute, meist Einzelfragen gewidmete Literatur eine Gesamtbearbeitung des Integumentes wünschenswert erscheinen ließ, so ist weiterhin zu bedenken, daß zwar eine genaue Kenntnis der Teile die Einsicht in das Ganze fördert, aber auch die Teile nur richtig bewertet werden können in ihrem Zusammenhalt, d. h. mit Rücksicht auf das Ganze.

Außerdem hat erst in den letzten Arbeiten über unsern Gegenstand die moderne histologische Technik eingesetzt. Das Integument der Reptilien erwies sich ihr gegenüber als ein gar sprödes Objekt, das mit den älteren, gröberen Mitteln leichter zu bewältigen war und bei dem die verfeinerten Untersuchungsmethoden nicht viel versprachen. Aber bei einem reicheren Material stößt man immer auf Formen, die sich für die Beantwortung dieser oder jener Frage geeignet erweisen,

und, was bis jetzt mit einer, den besonderen Verhältnissen angepaßten Art der Untersuchung erkannt werden konnte, läßt noch manche Bereicherung unserer Kenntnisse erwarten.

Schließlich sind in den Arbeiten der letzten Jahre (KRAUSS, OTTO, SCHMIDT, STEHLI) alte Fragen wieder in Fluß gebracht, neue aufgeworfen worden; ihre gegenteilige Beantwortung oder prinzipielle Wichtigkeit verlangt Nachprüfung und weitere Untersuchung. Zwar darf man sich nicht der Hoffnung hingeben, auf einem im einzelnen so abgeernteten Gebiet seien seltene oder kostbare Früchte übersehen und noch einzuheimsen; aber eine geduldige, in ihrer Art vielseitige Beobachtung wird auch einem noch so viel untersuchten Objekt immer wieder Neues abgewinnen können.

Die größere oder geringere Gunst des Materials, in seiner Natur oder seinem Erhaltungszustand begründet, hat es mit sich gebracht, daß nicht bei jeder Form alle Teile des Integuments in gleicher Ausführlichkeit behandelt werden konnten, daß hier dieser, dort jener Punkt besser geklärt erscheint. So beschränken sich meine Untersuchungen bei einigen Formen (z. B. Gerrhosauriden, Helodermatiden, nur auf die Verknöcherungen, während bei andern (z. B. Geckoniden) eine möglichst gleiche und eingehende Behandlung aller Teile der Haut erzielt werden konnte. Dieser Nachteil wird dadurch in etwa ausgeglichen, daß die Untersuchung sich auf zahlreiche Formen erstreckt und so die Ergebnisse in ihrer Gesamtheit sich zu einem ziemlich vollständigen Bild von der Haut der Reptilien vereinen.

Zunächst werde ich mich auf die Darstellung der Tatsachen beschränken und in einer Reihe von Veröffentlichungen meine Beobachtungen mitteilen. Den Anfang machen die hier vorgelegten Untersuchungen an Geckoniden. Ihnen werden sich in kurzer Zeit Berichte über Helodermatiden[1], Gerrhosauriden, Anguiden, Scinciden, Lacertiden, ferner über Krokodile und einige Schlangen, endlich über Schildkröten anschließen. Nur ausnahmsweise werde ich bei der Behandlung der einzelnen Gruppen auf Fragen allgemeiner Art eingehen; das soll vielmehr nach der Sichtung der Tatsachen in einem besonderen Teil geschehen, der diese Untersuchungsreihe beschließen wird.

Die Haut der Geckoniden.

A. Historisches.

An dieser Stelle gebe ich eine möglichst gedrängte, kritische Darstellung der Literatur über das Integument der Geckoniden;

[1] Erscheint in Festschrift f. SPENGEL, II. Band, Zool. Jahrb. Suppl. 1912.

in bezug auf die Histologie hoffe ich Vollständigkeit erzielt zu haben; für die äußeren, morphologischen Verhältnisse habe ich mich an einige grundlegende Werke gehalten. Literatur, die über den Rahmen dieser Gruppe hinaus, bei Gelegenheit besonderer Verhältnisse Berücksichtigung finden mußte (z. B. Chromatophoren, Zustandekommen des Farbenkleides), ist an den betreffenden Stellen abgehandelt.

Die ersten histologischen Untersuchungen an der Haut der Geckoniden — und sie blieben für längere Zeit die grundlegenden — verdanken wir O. Cartier (1872a u. b); sie betreffen *Phyllodactylus porphyreus*, *Platydactylus verus* (= *Gecko verticillatus*)[1], *Phyllodactylus* (= *Oedura*) *lesueurii*, *Thecodactylus laevis* (*rapicaudus*), *Hemidactylus frenatus*, *Ptyodactylus natalensis* (?), *Gymnodactylus marmoratus*, *Platydactylus* (= *Tarentola*) *mauritanicus* und *murorum* (?)

Cartiers Ansicht in der damals mehrfach besprochenen Frage über die Natur der äußeren Grenzschicht der Epidermis, ob hornig oder cuticular, ist, daß diese Lage aus einem Verschmelzungsprozeß der Zellen hervorgeht, auch dann, wenn keine Zellkontouren mehr nachzuweisen waren und eine Zerlegung dieser Schicht in zellige Elemente durch Reagenzien nicht gelang. In der oberen Hälfte des Rete Malpighii (bei *Platyd. verus*) schildert Cartier Zellen, die im Schnitt quergestreiftes Profil aufweisen, isoliert höckerig erscheinen, Beobachtungen, die wir mit den heute wohlbekannten Zellbrücken und Plasmafasern der Epithelzellen in Verbindung bringen müssen. Weiterhin entdeckte Cartier in der Epidermis der Haftlappen der Zehen die großen borstentragenden und -bildenden Zellen, außerdem (bei *Phyll. lesueurii*) zwischen den platten Zellen des Rete Malpighii runde, helle Elemente mit mehr oder weniger deutlichem Kern, die in ihren größeren Formen die halbe Dicke der Schleimschicht einnahmen; in der Aufsicht boten sie sich als glasartig helle, runde Stellen dar, viel kleiner als die Sinnesorgane; die Bedeutung dieser, seither nicht wieder gefundenen Gebilde bleibt auch heute noch ungewiß. Als echte Cuticularbildungen betrachtet unser Forscher die an gewissen Stellen auf der freien Fläche der Haut dicht gedrängt stehenden Schüppchen und Haare, ferner ein zierliches Leistenwerk auf der Oberfläche der Schuppe (bei *Ptychozoon*), bei dem es sich aber trotz Cartiers Versicherung um die Grenzen (tiefergelegener?) Zellen han-

---

[1] Dort wo die Nomenklatur bei den Autoren von derjenigen des Boulengerschen Catalogue of the Lizards in the British Museum abweicht, habe ich die im Katalog benutzte Nomenklatur in Klammern zugefügt. War es nicht möglich die Art zu identifizieren, so enthält die Klammer ein Fragezeichen.

deln dürfte (s. KERBERT), die großen, bis zu fünf auf einem Deckel des Kanals der Sinnesorgane vorkommenden, an der Spitze bisweilen geteilten Borsten, und schließlich die riesigen Borsten der Haftlappen. Den letzten spricht CARTIER eine Rolle bei dem Anhaften der Lappen zu, ohne sie genauer zu bestimmen[1]; dagegen wendet er sich energisch gegen die Anschauung, daß diese Haftlappen einen klebrigen, oder gar ätzenden Saft abscheiden sollten. In der Auffassung des Baues der Sinnesorgane, denen eine Tastfunktion zugeschrieben wird, steht unser Autor im Gegensatz zu TODARO (s. u.), wenn er glaubt, eine (von Nerven versorgte) Cutispapille ragt in einen Kanal der Epidermis hinein. Zwischen den derben Faserbündeln der Cutis sah CARTIER eigentümliche große helle Zellen, »Bindegewebszellen« (unsre »Bläschenzellen«), deren Wesen auch heute noch nicht ganz klar ist; er vergleicht es mit dem irrig für großzelliges Bindegewebe (Grundgewebe) gehaltenen Fettgewebe zwischen Muskulatur und Wirbelsäule im Schwanz der Geckoniden und dürfte sich damit unbewußt der richtigen Auffassung nähern, daß nämlich diese Bindegewebszellen eine besondere Modifikation der Fettzellen sind. Einer der schönsten Funde CARTIERS war die Entdeckung der Cutisverknöcherungen bei *Platydactylus mauritanicus* (= *Tarentola m.*), *Pl. murorum* (?) und *Pl. verus* (= *Gecko verticillatus*) (aus Bohol), rundlichen, mit Knochenzellen versehenen Scheiben in den obersten Lagen des Bindegewebes der Haut, die in kurzen, ziemlich regelmäßigen Abständen, gewöhnlich in einfacher Lage angeordnet sind. Eigentümlicher Weise waren sie bei einem großen indischen Exemplar von *Pl. verus* und einem andern kleineren derselben Art nicht vorhanden. Bei dem kleineren Exemplar könnte es sich um ein junges Tier handeln, bei dem diese Gebilde noch nicht entwickelt waren, bei dem großen jedoch scheint eine Variabilität vorzuliegen, die einen gewissen Wert für die Auffassung dieser Gebilde besitzen kann und daher eine gelegentliche Untersuchung verdient.

In einer zweiten, dem Häutungsvorgang bei Eidechsen und Schlangen gewidmeten Arbeit (1874), präzisiert CARTIER seine Anschauung über den Bau und die Entwicklung der äußersten Epidermisschicht, sie soll weder bloß verhornte Zelllage noch bloß Cuticula sein, sondern eine zusammengesetzte Bildung aus beiden Materien, Zellen, deren Außenfläche eine cuticulare Umbildung erfahren hat. So ergibt sich, warum die cuticularen Strukturen dem Umriß der Zellen folgen. Die Entwicklung der Haare auf den Haftlappen der Geckonen,

[1] Auf den Mechanismus des Haftens gehe ich nicht näher ein; man vergleiche hierüber vor allem H. R. SCHMIDT 1904.

also der mächtigsten »Cuticularbildungen«, vollzieht sich vor der Häutung im Rete Malpighii; hier sind sie nach oben und unten von zwei Zelllagen begrenzt, die von den gewöhnlichen Elementen der Schleimschicht auffallend abweichen; die untere ist schon frühzeitig ausgebildet. Ein Vergleich mit den Verhältnissen bei der Natter scheint CARTIER zu zeigen, daß die innere Zelllage die Borsten nach Art einer Cuticula absondert. Die äußere Lage wird mit dem darüber gelegenen Teil der Epidermis abgeworfen. Während nun bei der Natter und andern Formen die Borstenhaare der inneren Zellschicht zu einer homogenen Membran, eben der Cuticula, verschmelzen, verbleiben sie bei den Sinnes- und Hafthaaren der Geckonen in dem ursprünglichen Zustand; in den übrigen Teilen der Oberhaut dagegen verschmelzen sie miteinander und zwar zuerst am Kopf, zuletzt am Schwanze. Auch die keulenförmigen Cuticulargebilde auf den Hautsinnesorganen bei *Stenodactylus* sollen in gleicher Weise zu erklären sein.

Eine Reihe wichtiger, uns interessierender Angaben über *Phyllodactylus europaeus* bringt WIEDERSHEIM (1875). Beide Geschlechter sind einem beständigen Farbenwechsel unterworfen, der sehr schnell eintreten kann und unter der Herrschaft des Nervensystems steht. — Eine Verschmelzung der Epidermiszellen auf der freien Oberfläche tritt nicht ein. Cuticularhaare sind namentlich an der Unterseite des Schwanzes stark vertreten, was WIEDERSHEIM mit der Greiffunktion des Schwanzes in Zusammenhang bringt. — Beim ♂ findet sich jederseits von der Schwanzwurzel ein hartes schuppenartiges Gebilde, ein Hautknochen von der Form einer convexen Platte mit ausgezackten Rändern, die nach allen Richtungen hin durchfurcht und von Öffnungen durchbrochen ist und eine schräg zur Oberfläche stehende kammartige Leiste trägt; der Knochen zeigt schön entwickelte Knochenkörperchen. Darüber hinweg geht die Epidermis, von tausend feinen »Chitin«härchen bedeckt, was für eine Funktion des schuppenartigen Gebildes als Haltorgan bei der Begattung spricht. — Weiterhin beobachtete WIEDERSHEIM beim ♂ auf der rechten und linken Seite der hinteren Cloakenlippe zwei nierenförmige Spalte, deren jeder in ein Säckchen hineinführt, das die Form einer Mitra besitzt und von einem feinen, weißlichen Häutchen ausgekleidet ist. Die Substanz des Säckchens soll, glashell und strukturlos, Cuticula, festgewordenes Produkt einer unterliegenden Drüsenschicht sein und das ganze Organ in eine Reihe mit den Schenkeldrüsen der Eidechsen gehören. Diese Vorstellungen vom Bau der Säckchen waren irrig (s. FICALBI). Entsprechend den vorderen Lippen der beschriebenen spaltförmigen

Öffnungen liegt jederseits unter der Haut der Schwanzwurzel ein annähernd halbmondförmiger Knochen; ob es sich um einen Hautknochen handelt, ist fraglich. Die Fasern der oberflächlichen Muskulatur haften äußerst fest an ihm und nehmen zum Teil, namentlich in der Richtung nach vorn zu, ihren Ursprung davon. Sie bilden links und rechts eine nach oben und einwärts offene, knöcherne Halbrinne für den Penis; vielleicht dienen sie dazu, den Rutenkanal wie eine Falltür abzusperren und so dem ausgestülpten Organ seine Lage zu sichern. Beim ♀ findet sich nichts von den beschriebenen Knochen und Säckchen.

In Leydigs (1876) feinsinnigen Beobachtungen über die allgemeinen Bedeckungen der Amphibien finden sich verschiedene, das Integument der Geckoniden betreffende Angaben. Die Sinnesorgane prüfte Leydig bei *Platydactylus aegyptiacus* (= *Tarentola annularis*), *Gymnodactylus geckoides*, *Hemidactylus oualensis* (= *Gehyra oceanica*), *Phyllodactylus europaeus* und *Platydactylus mauritanicus* (*Tar. mauritanica*). Er fand eine bis vier Borsten auf dem kreisrunden, die Öffnung des Organes verschließenden Deckelchen und schloß aus der gleichen Widerstandsfähigkeit von Borste und Deckel gegen Kalilauge, daß auch der Deckel Cuticularbildung sei, was weder für die eine noch die andre Bildung heute gerechtfertigt erscheint. Leydig gibt der Annahme Raum, daß die manchen Geckonen zugeschriebene Phosphoreszenz an diese Organe geknüpft sein könnte, so daß sie neben ihrer Leistung als Sinnesorgan noch einen Stoff absondern möchten, der bei Nacht zu leuchten vermag. Ganz abgesehen von dem wirklichen Vorkommen des Phosphoreszierens überhaupt, spricht garnichts dafür, daß irgendwelche Zellen auf der Oberfläche des Integuments bei Reptilien eine echte secretorische Funktion ausüben können. — Bei *Platydactylus maur.* stellte unser Autor außer strahligen Chromatophoren ein gelbliches und ein weißliches Pigment in der Haut fest und beobachtete einen Farbenwechsel zwischen einem düstern, ziemlich gleichmäßigen Dunkelbraun einerseits und einer helleren Hautfarbe mit weißlichen Flecken in bestimmter Verteilunganderseits. — Den von Cartier entdeckten Hautverknöcherungen, die vielleicht schon Duméril und Bibron gesehen, wenn auch nicht erkannt haben, forscht Leydig mit der ihm eignen Gründlichkeit weiter nach. Er vermißt sie bei *Gymnodactylus phyllurus* (= *G. platurus*), *G. geckoides*, *Phyllodactylus lesueurii* (= *Oedura l.*), *Phyllodactylus vittatus* (= *Diplodactylus v.*), *Platydactylus theconyx* (= *Thecadactylus rapicaudus*), *Hemidactylus oualensis* (= *Gehyra oceanica*), *Phyllodactylus europaeus*; findet sie dagegen wie Cartier bei *Platydactylus mauritanicus* (= *Tarentola m.*)

und ferner bei *Platydactylus aegyptiacus* (= *Tarentola annularis*), so daß mit CARTIERS Funden Hautknochen von drei Geckonen vorliegen. In bezug auf Vorkommen, Größe, Form usw. verhalten sich die beiden von LEYDIG vorgenommenen Formen gleich. Schon beim Zerschneiden der Haut ließ die Schere fühlen, daß Kalk vorhanden sein müsse und bei Zusatz von Essigsäure erfolgte lebhaftes Aufbrausen. Die Verknöcherungen finden sich in der Haut des Rückens und der Bauchseite, am Scheitel und im Gesicht, an den Gliedmaßen bis zu den Zehenspitzen hinaus und selbst bei der »Nickhaut« an den Stellen, welche noch den Charakter schuppiger Haut besitzen. [Zweifelsohne versteht hier LEYDIG unter Nickhaut die ringförmig das Auge umgebende Hautfalte (s. FICALBI).] Sie fehlen in den Querfalten an der Unterseite der Zehen, in den Schildern der Oberlippe, während in die großen Schilder der Oberlippe doch wieder einzelne Kalkschüppchen aus der Umgebung eintreten. Der Umfang der Hautknochen ist verschieden, die größten liegen am Rücken, die kleinsten dort, wo die Verknöcherungen anfangen, sich zu verlieren. Ihre Gestalt ist rundlich bis eckig, dort, wo sie in Schräglinien ziehen, rhombisch; dabei haben sie einen etwas vorstehenden Hinterrand (die einzige Behauptung aus LEYDIGS trefflicher Schilderung der Ossifikationen, die irrtümlich ist!); in den Hautwarzen können sie kreisförmig um ein Mittelstück gestellt sein, wieder anderswo schließen sie ohne sonderliche Ordnung aneinander. Die Kalkschuppen besitzen in der Mitte echte Knochenkörperchen in kreisförmiger Lagerung, außerdem eine konzentrische Schichtung und radiäre Streifung, welch letzte von der Menge und Richtung der feinsten Ausläufer der Knochenzellen herrührt. Die Rinde erscheint warzig, was LEYDIG an gewisse Vorkommnisse am Zahnbein höherer und niederer Wirbeltiere und an die Kalkschuppen von *Coecilia* erinnert; wir werden den wahren Grund dieser Erscheinung kennen lernen. Die histologische Beschreibung der Hautverknöcherungen ist für lange Zeit mustergültig geblieben, nur TODARO hat sie noch bereichert, während neuere Arbeiten (OTTO) nicht darüber hinausgingen. — Die wagerechten Lagen des Bindegewebes in der Cutis, wie sie bei Eidechsen die Regel darstellen, treten bei *Phyllodactylus europaeus* in den Hautwarzen zurück gegenüber einem weichen, blasigen Gewebe, großen Zellen mit runden Kernen, vom Charakter des Fettgewebes aber ohne Fettkugeln; nur hier und da ist in den weiten Zellen außer dem hellen, eiweißartigen Inhalt noch das eine oder andre Fettklümpchen sichtbar; damit sind wir um einen Schritt über CARTIERS Angaben inbetreff der »Bläschenzellen« hinausgekommen.

Kurz nach Leydigs vorstehenden Untersuchungen, noch im gleichen Jahre, erschien Kerberts (1876) Arbeit über die Haut der Reptilien und andrer Wirbeltiere. Von Geckoniden beschäftigte er sich nur mit *Platydactylus guttatus* (= *Gecko verticillatus*). Wenn er sagt, daß von eigentlichen Schuppen hier noch keine Rede sein könne, obwohl die Bedeckungen am Bauch wirklichen Schuppen sich nähern, so stützt sich dieses Urteil auf die Prüfung der Verhältnisse in toto und mit bloßem Auge. Schnitte zeigen, daß auch die Rückenhöcker der Geckonen — von den Bauchschuppen ganz zu schweigen — bilateral ausgebildet sind, eine Anschauung, die wir noch genauer begründen werden. Die Epidermis erwies sich nach der Behandlung mit Kalilauge aus schönen polygonalen Zellen zusammengesetzt, so daß Kerbert den nun immer mehr vertretenen Standpunkt einnimmt, echte Cuticularbildungen fehlten den Reptilien; er betrachtet auch das zierliche Maschenwerk, das Cartier als dritte Form der bei Geckoniden vorhandenen Cuticularbildungen bezeichnet, als hervorgebracht durch Zellen, deren Ränder stark nach oben umgekrümmt sind. Leider hat Kerbert für die äußerste Zelllage der Epidermis den unzweckmäßigen, weil nämlich vergleichend-anatomisch ungerechtfertigten (s. u. Braun, auch Maurer 1895), Namen Epitrichialschicht eingeführt. Diese Bezeichnung erscheint außerdem bei dem Autor selbst widerspruchsvoll, indem sie auf erwachsene Formen angewandt, aber in der Definition selbst als eine embryonale Schicht bezeichnet wird. In den verhornten Zellen unter der Epitrichialschicht sah unser Forscher feinere oder gröbere Körnchen, die für andre Formen schon früher beschrieben wurden (E. Blanchard, Leydig); soweit sich dieser Fund heute deuten läßt, handelt es sich um Keratohyalin. Riffzellen, d. h. Intercellularbrücken, sah Kerbert in der Epidermis von Reptilien nicht. Die Cutis von *Platydactylus*, besteht nach ihm aus derben horizontalen Lagen, der Grundmasse, die überall senkrecht von Strängen lockeren Bindegewebes durchzogen wird, welche die Verbindung zwischen der oberen und unteren Grenzschicht darstellen. Nahe der Epidermis sah Kerbert im Bindegewebe größere und kleinere Maschen, von bläschenförmigen Gebilden gefüllt, die dann und wann einen gelben Anflug zeigten. Es handelt sich, wie man sieht, um die »Bläschenzellen« Cartiers und Leydigs (s. o.). Die großen, zwischen Cutis und Muskulatur gelegenen maschenartigen Räume, über deren Deutung (Lymphräume?) Kerbert sich nicht endgültig ausspricht, dürften nach meinen Erfahrungen nichts andres als subkutanes Fett sein.

Braun (1877) untersuchte die Embryonalentwicklung der

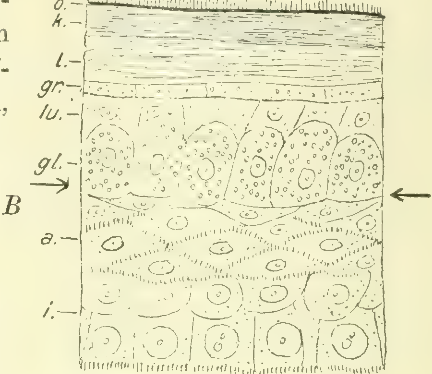
Cuticularhaare auf den Haftlappen bei *Platydactylus facetanus* (= *Tarentola mauritanica*) und kommt zum Ergebnis, daß sie bei ihrem ersten Auftreten ebenso wie bei den späteren Häutungen im Innern der Epidermis entstehen; die Oberfläche der embryonalen Epidermis (das wäre höchstens dem Epitrichium der Säuger vergleichbar), besitzt demnach keine Haftborsten, sondern diese erscheinen zum ersten Male nach einer Häutung, die entweder kurz vor oder nach dem Ausschlüpfen aus dem Ei sich vollzieht. Physiologisch betrachtet BRAUN die Cuticularhaare als Häutungshärchen, d. h. sie sollen zur mechanischen Trennung der Schichten beitragen, wenn sie sie nicht allein veranlassen. Die Entwicklung der Haftlappen im ganzen stellt sich als eine modifizierte Schuppenentwicklung dar.

Eine eingehende Darstellung des Integuments von *Ascalabotes mauritanicus* (= *Tarentola maur.*) hat uns TODARO (1878) unter vielem andern Trefflichen in seinem ausgezeichneten Werk über den feineren Bau der Reptilienhaut geliefert. Dieser Autor unterscheidet an der Epidermis im Ruhezustand (»epoca lontana da quella della muda« oder »stato ordinario« folgende Schichten, die ich einer klareren und kürzeren Schilderung wegen in Textfig. *A* (in Anlehnung an TODAROS Abbildung 3 von *Ascalabotes*) schematisiert wiedergebe:

I. Stratum Malpighii:
   1) innere Schicht aus einer einfachen Reihe cylindrischer Zellen (*i*), die sich mit mehr oder minder gezähnten unteren Enden dem Corium einpflanzen (eine für die Verbindung von Epidermis und Cutis wichtige Beobachtung!).
   2) äußere Schicht aus mehreren Lagen abgeplatteter Zellen (*a*); die Zellen der inneren Schicht (wie auch diejenigen des zur Häutungszeit entwickelten stratum lucidum) sind gezähnt (Intercellularbrücken!).

II. Stratum corneum:
   1) innere lockere Schicht (*l*), die bei Behandlung mit $^1/_2$%iger Chromsäure leicht in Lamellen zerfällt, in denen hier und da noch Kernreste sich vorfinden;
   2) äußere kompakte Schicht (*k*);
   3) Oberhäutchen (»Pellicola epidermica«). Das Oberhäutchen besteht nach TODARO wiederum aus zwei einschichtigen Zelllagen einer inneren, aus platten polygonalen Zellen, die bei Behandlung mit Schwefelsäure oder Kalilauge deutlich wird, und einer äußeren, ebenfalls aus polygonalen Zellen, die die »Skulpturen« (*h*) trägt.

Von späteren Forschern (Ficalbi) ist die innere Schicht des Oberhäutchens als selbständige Lage wieder eingezogen worden, da es sich um die obersten Zelllagen der Hornschicht handle, eine Anschauung, der ich nur beipflichten kann (W. J. Schmidt 1910, S. 671). Eine Anhäufung dieser Zellen längs der großen Achse einer Schuppe hebt die Skulpturenschicht in die Höhe und erzeugt die schwach ausgeprägten Kiele auf den Kopfschuppen von *Ascalabotes*. Die »Skulpturen«, die Cuticularbildungen der früheren Autoren, bestehen bei *Ascalabotes* aus kurzen und starren Härchen (bei *Hemidactylus triedrus* aus sehr feinen,



Textfig. *A* und *B*.

Epidermis von *Tarentola mauritanica* nach Todaro, aber schematisiert: *A* im Ruhezustande, *B* in der Periode des Wachstums. *h.* »Cuticularhaare«; *o.* Pellicula epidermica; *k.* kompakte; *l.* lockere Hornschicht; *a.* äußere, *i.* innere Lage der Malpighischen Schicht; *gr.* Strato granuloso; *lu.* Strato lucido; *gl.* Strato glandulare. Die Pfeile zeigen die Stelle, an welcher die Ablösung der alten Epidermisgeneration erfolgt.

langen und weichen), welche auf den Haftlappen zu großen, langen und starren Borsten werden, die in polygonalen Gruppen stehen, entsprechend den Zellen, auf denen sie sich erheben (hier bilden die Zellen durch Verschmelzung eine homogene Lage). Die Härchen fehlen größtenteils auf der Unterseite der Bauchschuppen, da sie in einiger Entfernung vom freien Rand verschwinden. Die langen Borsten auf den Deckeln der Sinnesorgane betrachtet Todaro als die verhornten, sehr langgestreckten Sinneszellen der vorigen Epidermisgeneration. Nach Todaro existieren bei Reptilien keine echten Cuticularbildungen: die zellige Natur des Oberhäutchens ist (für beide Schichten) erwiesen und die Härchen entstehen durch eine Zerklüftung des Zellplasmas (»nascono dalla divisione del protoplasma«) und sind demnach keine Cuticularbildungen.

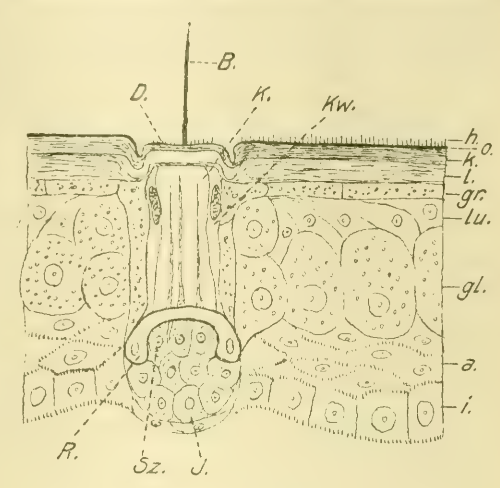
Bei der Häutung unterscheidet Todaro drei Perioden. Die erste ist die Periode des Wachstums (s. Textfig. *B*, in Anlehnung

an Todaros Abbildung 22, schematisiert): die oberflächlichen Zellen der Malpighischen Schicht verhornen und schließen sich der lockeren Hornschicht an. Darunter gelegene, neugebildete Zellen differenzieren sich in drei Lagen: eine obere in Form einer einfachen Reihe niedriger, aber nicht abgeplatteter Zellen »strato granuloso« (*gr*) mit dunkeln zerstreuten Körnchen (sie vertieft sich am freien Schuppenrand, um die Sinnesorgane zu umgeben, fehlt in der Epidermis der Haftlappen), eine mittlere wandloser Zellen mit glasartig durchsichtigem Plasma »strato lucido« (nur auf der Oberseite der Schuppen vorhanden!) (*lu*) und eine untere großer rundlicher Zellen mit dünner Wand, zähem oder schleimigem Inhalt und großen blassen Granulationen wie Eiweißkörner »strato glandulare (*gl*). Die letzten Zellen liegen in Gruppen, die Todaro »otricoli glandulari« Drüsenschläuche nennt. Keiner der späteren Untersucher hat (bei irgendeinem Reptil) eine ähnlich weitgehende Differenzierung von Schichten gefunden und die Art, in der Todaro (S. 1106—1107) diese Schichten entstehen läßt, muß uns mit einigem Mißtrauen erfüllen; zum wenigsten passen seine Vorstellungen in unsre heutigen schlecht mehr hinein.

Über die Entstehung der Schicht (*gr*) äußert Todaro nur, daß sie als erste auftrete. Die Schichten *lu* und *gl* dagegen sollen aus einer protoplasmatischen Schicht hervorgehen, die durch Verschmelzung der vom Stratum Malpighii neugebildeten Zellen zustande kommt. Zuerst sollen die »cellule glandulare« auftreten und zwar derart, daß in der protoplasmatischen Masse hier und da durch freie Bildung (»formazione libera«) kleine runde Kerne auftreten, die sich vergrößern, oval werden und einen oder zwei Nucleolen umschließen. Todaro ist nun der Meinung, daß diese Kerne selbst durch Wachstum zu den »otricoli glandulari« werden. In der übrig gebliebenen protoplasmatischen Masse sollen nun weiterhin Kerne erscheinen, in deren Umgebung das Protoplasma durchsichtiger wird und sich abgrenzt. So sollen die Zellen des »strato lucido« heranwachsen. Es ist schwer den Wahrheitsgehalt aus dieser Beobachtung und Deutung Todaros herauszuschälen; sicher dürfte nur sein, daß auf einem gewissen Stadium in seinen Präparaten Zellgrenzen und Kerne in der neugebildeten Lage der Malpighischen Schicht nur schwer festzustellen waren; die Art der Entstehung dieser Zellen dagegen müssen wir ablehnen. Vielleicht auch hat sich Todaro durch geringfügige Unterschiede verleiten lassen (s. S. 209 cellule glandulare bei *Phelsuma*) mehr Schichten zu unterscheiden, als zweckmäßig war; das zeigt sich bei einem Vergleich der Häutungsvorgänge bei Maurer (1895) und Todaro sehr

augenscheinlich. — In der zweiten Periode der Häutung degenerieren die Zellen des »strato glandulare« wahrscheinlich schleimig unter schwärzlicher Granulierung des Protoplasmas; dadurch hebt sich die alte Epidermis auf der Oberseite der Schuppen ab. Nun setzt die Bildung der neuen Epidermis ein. Die Entstehung des Oberhäutchens hat TODARO beim Gecko nicht weiter untersucht; was er von andern Formen darüber berichtet ist sonderbar genug (S. 1119), mag aber an dieser Stelle übergangen werden. In der dritten Periode vollzieht sich die Lösung der Epidermis auch auf der Unterseite der Schuppen und in den Räumen zwischen den Schuppen, und zwar durch Wucherung und nachheriges Schrumpfen des strato lucido (beim Gecko nicht genauer beschrieben). — In der Cutis von *Ascalabotes* unterscheidet TODARO eine obere pigmentreiche Lage und eine untere aus Bindegewebsbündeln. Außer den großen Chromatophoren der Cutis finden sich kleinere im Stratum Malpighii. Zwischen der faserigen und pigmentierten Lage findet unser Autor in der Cutis des Abdomens eine mittlere Lage, ein lockeres weiches Geflecht von Bindegewebe, in dessen Maschen sich große runde oder ovale Zellen, unsere »Bläschenzellen«, finden, entweder vereinzelt oder zu Gruppen von zwei bis vier vereint. Sie haben den Charakter embryonaler Zellen, keine Membran, ein homogenes Protoplasma vom Glanz mattierten Glases, gewöhnlich einen Kern, manchmal Vacuolen mit oder ohne Einschlüsse. In der faserigen Schicht der Cutis liegen die Knochenplättchen, von oben gesehen viereckig, im Profil oval. In der Cutis des Kopfes sind sie größer und liegen näher beieinander. Sie zeigen einen centralen Kern aus einer körnigen Grundsubstanz, der kleine Knochenzellen enthält. In ihm endigen Bindegewebsbüschel, die strahlig angeordnet die Schuppentasche durchsetzen und den peripheren Teil der Knochenschuppe bilden, in der sie den SHARPEYschen Fasern im Säugerknochen analog betrachtet werden können. Das Unterhautbindegewebe bildet eine sehr dünne Schicht, die von Spalten, vielleicht Lymphräumen durchsetzt ist. Außer diesen Räumen finden sich zahlreich große und kleine Bläschen, die auf den ersten Blick Fettzellen zu sein scheinen, sich aber weder mit Pikrocarmin noch in frischem Zustand mit Osmiumsäure färbten. Sie erscheinen homogen, blaß oder in einem verschossenen Weiß und sind ohne Kern; die größten enthalten drei oder vier kleinere. In den oberen Teilen der subkutanen Schicht verlaufen die großen Blutgefäße und Nerven. Die Cutis nimmt mit allen ihren Schichten an der Bildung der Schuppen teil, welche sich nach außen falten und riesige Papillen bilden, die von der

Epidermis bedeckt sind. — Eine eingehende Untersuchung hat TODARO schließlich den Sinnesorganen der Haut gewidmet. Um eine Erläuterung dieser verwickelten Verhältnisse möglich zu machen, gebe ich die Fig. 53 und 54 von TODARO kombiniert und schematisiert in Textfig. *C* wieder; sie stellen ein Sinnesorgan zur Zeit des Epidermiswachstums dar. Da die erwähnten Figuren TODAROS nur eine sehr dürftige Beschriftung zeigen, ist es nicht ausgeschlossen, daß ich trotz sorgfältigster Hinzuziehung des Textes in einigen Einzelheiten den Intentionen des Autors nicht vollkommen gerecht geworden bin; indessen dürfte die Textfig. *C* in den wesentlichen Zügen TODAROS Anschauung wiederspiegeln. Die becherförmigen Organe bestehen ausschließlich aus epithelialen Elementen, durchsetzen die ganze Dicke der Epidermis, berühren mit dem Grund die Oberfläche der Cutis und reichen mit dem andern Ende bis zur Außenseite der Haut, wo sie von einem Deckel verschlossen werden, der aus der sehr verdünnten kompakten Hornschicht und der darüber gelegenen Pellicola epidermica besteht; (in der Zeichnung 53 von TODARO verschließen auch noch tiefere Zelllagen die Öffnung!). Die Organe der Kieferschilder erheben sich auf einer Cutispapille, die die Epidermis vortreibt, am übrigen Körper bildet umgekehrt die Cutis eine concave Grube, die den unteren convexen Teil des Sinnesorganes aufnimmt. An dem Organ lassen sich der Körper und der von einem Deckel (*D*) verschlossene Kanal (*K*) unterscheiden. Die Länge des Kanals variiert, ist fern von der Häutung gering, nimmt dagegen zur Zeit des Wachstums der Epidermis bedeutend zu, indem die Zellen sich in die Länge strecken, wie überhaupt das ganze Organ seine volle Ausbildung nur



Textfig. *C*.

Hautsinnesorgan von *Tarentola mauritanica* nach TODARO, schematisiert. *h*, Cuticularhaare; *o*, Pellicola epidermica; *k*, kompakte, *l*, lockere Hornschicht; *gr*, Strato granuloso; *lu*, Strato lucido; *gl*, Strato glandulare; *a*, äußere, *i*, innere Lage der MALPIGHIschen Schicht; *D*, Deckel mit Borste (*B*) des Sinnesorganes; *K*, Kanal; *Kw*, Wandzellen des Kanals; *R*, Ring verhornter Zellen, der Kanal und Körper des Organes trennt; *Sz*, birnförmige Sinneszellen, die mit ihren Fortsätzen in den Kanal hineinragen; *I*, indifferent gebliebene Zellen des Körpers des Sinnesorganes.

in dieser Epoche erreicht. Die Wand des Kanals erhebt sich auf einem Ring (*R*) verhornter Zellen, die ihn von dem darunter gelegenen Körper trennen. Fern von der Häutung sind die Zellen des Körpers rundlich, nach Anschauung von Todaro noch undifferenziert und von abgestumpfter Sensibilität. Sie würden demnach nur periodisch funktionieren! Während der Häutung (I. Periode) nehmen die zu oberst gelegenen Zellen birnförmige Gestalt an (*Sz*) und entwickeln lange Fortsätze mit konischer Basis, welche die Höhe des ganzen Kanales durchlaufen. Diese Sinneszellen (*Sz*) ruhen bei den Sinnesorganen der Kieferschilder auf der Cutispapille, von wo aus sie wahrscheinlich innerviert werden. Der Rest der Zellen bleibt indifferent (*I*) und dient zur Regeneration des Organes bei der nächsten Häutung. Bei der Häutung werden Deckel mit Borste sowie der Kanal zugleich mit den ringförmigen verhornten Zellen abgestoßen; die Fortsätze der Sinneszellen, nunmehr auf die Oberfläche der Epidermis gelangt, verhornen und stellen die Borsten des neuen Deckels dar. Der Deckel der Sinnesorgane zeigt nach außen nicht die polygonalen Zellen, die sonst der Pellicola epidermica eigen sind, sondern erscheint homogen mit konzentrischer Struktur. Ich weiche in mehreren Punkten (Bedeutung der Deckelborsten u. a.) von Todaro ab, kann aber in die Auseinandersetzung dieser Verhältnisse erst nach Mitteilung meiner Befunde eintreten (s. S. 234).

Fraisse (1885) bringt in seinem bekannten Werk Regeneration von Geweben und Organen bei den Wirbeltieren, besonders Amphibien und Reptilien, zahlreiche Angaben über das Integument von Geckoniden namentlich den Bau der Cutis. Zunächst hebt er hervor, daß bei *Hemidactylus frenatus* und *platyurus*, ferner bei *Phyllodactylus* die Cutis fast ganz aus »zelligen« Elementen zusammengesetzt ist; es sind darunter unsre »Bläschenzellen« verstanden. Die dorsoventrale Abflachung des Schwanzes der *Hemidactylus*-Arten wird hauptsächlich durch seitliche Wucherung der Cutis hervorgerufen: dicht unter der Epidermis liegt ein ganz dünner Streifen fibrillären Bindegewebes, worauf eine blasige Zellmasse folgt, die etwa wie leere Fettzellen aussieht, in der Fraisse am normalen Schwanz keine Kerne nachzuweisen vermochte; dann kommt abermals eine fibrilläre Schicht, die der Muskulatur dicht anliegt; die blasige Zellschicht nun ist auf Rücken- und Bauchfläche sehr dünn, an den Seiten stark entwickelt. Auch im regenerierten Schwanz von *Hemidactylus* besteht die Cutis aus einer großen Anzahl blasiger Elemente, die eine außerordentlich starke Zellhaut absondern; das Protoplasma ist fast ganz geschwunden,

der Kern an die Zellwand gedrückt, nur selten in der Mitte gelegen und durch Protoplasmastränge mit der Zellwand verbunden. Die Ähnlichkeit mit Fettzellen ist auffallend, indessen könnte man auch an eine Ansammlung von Zellsaft denken. Entsprechende Verhältnisse finden sich bei *Platydactylus facetanus* (= *Tarentola mauritanica*). Von dieser Form erwähnt der Autor auch die Verknöcherungen, die in der oberen fibrillären Schicht gelegen seien und als Rudiment der bei *Anguis* und andern Reptilien vorkommenden Knochenschuppen gedeutet werden könnten; eine Regeneration der Knochenkugeln am wiedererzeugten Schwanz schien ihm bei Geckonen nicht einzutreten (s. dagegen S. 166 Otto). Bei *Platydactylus verus* (= *Gecko verticillatus*) ist die blasige Schicht sehr schmal, die fibrilläre Lage stark ausgebildet. Auch im regenerierten Schwanz von *Phyllodactylus europaeus* und *Platydactylus verus* tritt das blasige Gewebe sehr hinter dem fibrillären zurück (im Gegensatz zu *Hemidactylus*, s. o.). — Bei *Phyllodactylus europaeus* wird die Bildung der Schuppen am regenerierten Schwanz nicht durch Ausstülpungen der Cutis sondern Einstülpungen der Epidermis eingeleitet.

Gute Angaben über das Hautrelief der Geckoniden finden sich bei Boulenger (1885); wir werden für die von uns untersuchten Formen später nochmals (s. S. 170) darauf zurückgreifen. Hier sei nur erwähnt, daß in der Charakteristik der Genera *Phelsuma* und *Tarentola* zwei schmale Querschlitze hinter der Cloakenspalte in beiden Geschlechtern hervorgehoben werden. Es handelt sich um die von Wiedersheim (s. o.) bei *Phyllodactylus* ♂ beschriebenen Säckchen, deren Bedeutung Ficalbi (s. u.) genauer untersuchte.

Nicolas (1887) untersuchte die Epidermis an den Fingern des Geckos, insbesondere die Cartierschen Häutungszellen, von denen er eine eingehendere Schilderung gibt. Vor allem weicht er von diesem Forscher darin ab, daß er die Borsten der Haftlappen aus der äußeren Zellreihe entstehen läßt, wenn er auch zugibt, daß sie den inneren nicht einfach aufsitzen, sondern in sie eindringen. Damit nähert er sich sehr der richtigen Deutung dieser Verhältnisse (s. Haase und H. R. Schmidt).

Ficalbi (1888a) steht in seiner ausgezeichneten Arbeit über das Integument der Schlangen auf dem Standpunkt, daß nicht bei allen Reptilien eine »Pellicola epidermica« vorhanden sei, so auch beim Gecko (*Platydactylus* = *Tarentola*): die oberflächliche Schicht polygonaler verhornter Zellen habe, abgesehen von den Skulpturen, nichts, das sie von den darunterliegenden Zellen der Hornschicht unterscheide;

davon könne man sich an der bei der Häutung abgeworfenen Epidermis und am Präocularmeniskus überzeugen. Mir scheint, daß FICALBI in diesem Falle die Forderungen zu hoch schraubt für das, was Pellicola epidermica zu nennen ist. Tatsächlich unterscheidet sich doch die Pellicola epidermica als Träger der Skulpturen vor allen andern Lagen der Hornschicht; und schon frühzeitig in der Entwicklung der Epidermisgeneration ist diese Lage als spätere Oberfläche vorausbestimmt und gekennzeichnet; man denke nur an die Bildungszellen der Haftborsten an den Zehenblättern, die einen extremen Fall darstellen. Diese morphologischen Verhältnisse dürften hinreichen, jene Schicht mit einem besonderen Namen zu belegen.

In einer weiteren Schrift berichtet FICALBI (1888b) über den Lidapparat von *Platydactylus mauritanicus* (= *Tarentola maur.*). Eine oberflächliche Betrachtung könnte zur Ansicht führen, beim Gecko sei der Anfang eines Augenlides vorhanden. Das Auge ist nämlich von einer eigenartigen Hautfalte (»piega palpebroide«) umgeben, die nach außen durch eine Furche (»seno cutaneo-palpebrale esterno«) gegen die Umgebung des Auges, nach innen durch eine zweite Furche (»seno cutaneo-palpebrale interno«) gegen den Augenmeniscus abgesetzt ist. Wo die innere Palpebralfurche an den Meniscus grenzt, entsteht durch außergewöhnlich starke Ansammlung von Chromatophoren eine braune, kreisförmige Zone. Die »piega palpebroide« und der Augenmeniscus sollen den Wert von Höckern des übrigen Integuments besitzen, die beiden Furchen den zwischen den Höckerschuppen befindlichen Schuppentälern entsprechen, die piega palpebroide, die lidähnliche Falte, eine sekundäre Bildung sein, die nichts mit echten Augenlidern zu schaffen hat. Wenn man auch dem übrigen voll zustimmen wird, so erregt die Homologie zwischen Meniscus und Tuberkelschuppe Bedenken; denn es genügt hierfür doch wohl nicht, einzig die histologische Übereinstimmung des Meniscus mit dem Integument nachgewiesen zu haben, vielmehr müßten hier entwicklungsgeschichtliche Tatsachen entscheiden (Meniscus gewöhnlich als Modifikation der Nickhaut gedeutet, s. z. B. GADOW 1909, S. 504).

Sehr interessante Aufschlüsse bringt FICALBI (1888c) über die Cloakensäckchen (»sacchi secernenti cloacali«). WIEDERHEIMS einschlägige Beobachtungen bei *Phyllodactylus*, BOULENGERS Bemerkungen über ihr Vorkommen bei verschiedenen Formen (s. o.) sind ihm unbekannt. Bei *Platydactylus mauritanicus* (= *Tarentola mauritanica*) liegen an der Schwanzbasis, rückwärts von der Cloake, subkutan zwei Säckchen von geringer Tiefe, die hinter der Cloakenspalte das eine

rechts, das andre links nach außen münden. Ficalbi hält diese Gebilde homolog den secernierenden Cloakensäckchen der Schlangen; während sie aber bei diesen in der Cloake ausmünden, öffnen sie sich bei den Geckoniden auf dem gewöhnlichen Integument. Daraus schließt Ficalbi, daß die sogenannte Cloake der Schlangen nicht die wahre Cloake sei, sondern eine Cloakenvorhöhle (»cripta precloacale). Die sehr kleinen Säckchen sind von Epithel ausgekleidet, das aus einer doppelten Lage Malpighischer Zellen und der Hornschicht besteht, sich somit nicht vom übrigen Integument unterscheidet (im Gegensatz zu den Schlangen!) und sich im Zusammenhang mit diesem häutet. Das Epithel ist von einer sehr dünnen Bindegewebsschicht umhüllt, die viele Chromatophoren enthält, so daß das isolierte Säckchen schwärzlich punktiert erscheint. Ficalbi hält die Säckchen (bei Schlangen und Geckonen) für accessorische Teile des Geschlechtsapparates, für Einstülpungen, die nicht als echte Drüsen funktionieren, sondern durch degenerative Umformung der Zellen eine Art Secret liefern; er vergleicht sie physiologisch den Präputialdrüsen der Säuger.

Einen wertvollen Beitrag für die phyletische Bewertung des Integuments der Geckoniden lieferte Werner (1896) in seinen Studien über die Schuppenbekleidung des regenerierten Schwanzes bei Eidechsen. Außer Formen mit vollkommen gleichmäßiger Beschuppung der Oberseite des Schwanzes (Körnerschuppen), kommen in der Familie der Geckoniden solche vor, bei denen zwischen den Körnerschuppen größere, in Querreihen geordnete Tuberkelschuppen auftreten; gewöhnlich werden diese Tuberkelschuppen gegen Ende des Schwanzes kleiner und verschwinden. Hinter jeder Tuberkelquerreihe findet sich als feine, mehr oder weniger deutliche Querfurche eine vorgebildete Bruchstelle der Haut; auch Formen mit gleichartiger Schwanzbeschuppung können solche äußerlich kennbaren Hautrißstellen zeigen. Jedes Hautsegment umschließt die hintere Hälfte des voraufgehenden und die vordere des folgenden Wirbels. Die Beschuppung des regenerierten Schwanzes tuberkelschwänziger Geckoniden unterscheidet sich von der des ursprünglichen Schwanzes durch den vollständigen Mangel von Tuberkelschuppen. Da nun Tuberkelschuppen in relativ wenigen Gattungen vorkommen und gerade bei den Formen fehlen, die sich durch den Mangel geknickter und verbreiteter Zehen als ursprüngliche dartun, da ferner die Beschuppung der Embryonen anfangs bloß aus Körnerschuppen besteht, ist die homogene Körnerbeschuppung als die ursprüngliche zu betrachten und anzunehmen, daß dort, wo Tuberkelschuppen vorkommen,

sie gesondert in jeder Gattung (bzw. größerem Formenkreis) entstanden sind. Damit erscheint das Auftreten der einfacheren Beschuppung des regenerierten Schwanzes als ein Rückschlag.

Gegenbaur (1898) gibt einen Schnitt durch Epidermis und Cutis von *Platydactylus guttatus* (Fig. 23) wieder. Außerdem bildet er einen Schnitt angeblich durch die Bauchhaut von *Phyllodactylus* ab (Fig. 44); sehr wahrscheinlich handelt es sich aber um Rückenhaut, da keine platten Schuppen, sondern Höcker vorhanden sind, die eben den Unterschied zwischen Ober- und Unterfläche erkennen lassen. In einer dritten Figur (45), Längsschnitt durch die Haut von *Phyllodactylus* — hier dürfte es Bauchhaut sein — bringt Gegenbaur in der Lederhaut der Schuppen eine »gesonderte Strecke in scharfer Abgrenzung« zur Darstellung. Darin sollen Beziehungen zu Hautskeletgebilden bestehen. Da nach Leydig (s. o.) bei *Phyllodactylus* keine Verknöcherungen vorkommen, auch die von Gegenbaur gezeichneten eigentümlichen Bildungen durchaus nichts mit den Hautknochen der Geckoniden gemeinsam haben, kann ich mir kein Urteil über sie bilden und bedauere kein Material zur Nachprüfung dieses sonderbaren Befundes zu besitzen. — Die Verknöcherungen der Ascalaboten betrachtet Gegenbaur als in Rückbildung begriffen.

Nach Sokolowsky (1899) lassen sich bei den Geckoniden nach dem Verhalten des Hautreliefs — zunächst auf der Rückenseite — zwei Formenreihen unterscheiden: Am Beginn der einen Reihe stehen Arten, deren Oberseite gleichmäßig mit sehr kleinen radiärsymmetrischen Körnerelementen bedeckt ist. Hierhin sollen *Amidosaurus lugubris*, *Gehyra oceanica* sowie *Phelsuma madagascariense* gehören (dies trifft für *Phelsuma* nicht zu!). Bei einer Anzahl von Formen treten zwischen den Körnern unregelmäßig zerstreut (*Gecko japonicus*) oder in Längsreihen größere runde Papillen auf, im Gegensatz zu den kleinen »Körnerpapillen«, »Höckerpapillen« benannt. Sie unterscheiden sich von den ersten nur durch ihre Größe und lassen auf ihrer Oberfläche in der Mitte eine kleine Hervorragung, »das Erhebungscentrum«, erkennen, von dem das radiärsymmetrische Wachstum der Papillen ausgehen soll. Da die Körnerpapillen vor den Augen auf der Schnauze am größten sind, liegt es Sokolowsky nahe, den Ursprung der Höckerpapillen hier zu suchen und ihre Ausbreitung nach hinten anzunehmen. Bei der zweiten Reihe von Ascalaboten rückt bei den größeren Elementen das Erhebungscentrum aus der Mitte der Papille nach hinten, so daß die Linie, welche die Basismitte der Papille mit dem Centrum verbindet, mit der Oberfläche der Haut

einen spitzen Winkel bildet. Die Basis der Papille nimmt birnförmige Gestalt an, außerdem bildet sich auf ihrer Oberfläche ein First aus, der sich bei den einzelnen Formen mehr oder minder deutlich erkennen läßt. Die Papille behält ihren massigen Charakter bei, so daß sie das Aussehen eines schräg nach hinten gerichteten Zapfens erhält: Zapfenhöckerpapille. Dieses Verhalten zeigt *Tarentola mauritanica* sehr scharf ausgeprägt; dazu kommt noch die Eigentümlichkeit, daß die Körner, welche die Zapfenhöckerpapillen umgeben, sich in Form eines Kranzes erheben. Auf der Bauchseite der Geckoniden treten bilateralsymmetrische Hautelemente vom Formwert einer Schuppe auf; ihr Umriß ist cycloid; sie stehen entweder dicht gedrängt in Reihen neben- und hintereinander, berühren dann mit ihren Spitzen die Basis der nächstfolgenden und weisen so dachziegelige Anordnung auf, oder (*Amidosaurus lugubris*) sind deutlich voneinander durch Zwischenräume getrennt. Der Übergang der Körnerpapillen in diese Schuppen läßt sich auf der Unterseite des Kopfes zum Bauch hin gut verfolgen. Schnitte hat Sokolowsky leider nur wenig untersucht: ein Schnitt durch die Bauchschuppen von *Gecko japonicus* zeigte die schräg nach hinten gerichtete Cutispapille mit dem verhältnismäßig dünnen Überzug der Epidermis; die nach oben gerichtete Fläche der Schuppe läßt eine Verdickung des Epithels erkennen, unter welcher das Pigment in Form einer langen schmalen Zone sich verflacht; auf der Unterseite ist die Hornhaut dünner und das Pigment fehlt. — Auf der Ventralseite des Schwanzes nehmen die Schuppen der Geckoniden in vielen Fällen durch Verbreiterung und Verwachsung das Ansehen quer gelegter Schienen an. Den Ansatz zu dieser Bildung liefern abgeflachte Rundhöckerpapillen, deren Natur sich in vielen Fällen durch die Hervorragung des Erhebungscentrums nachweisen läßt, das als kleiner Höcker in der Mitte der flachen Papille sitzt. Solche »Höckerplättchen« finden sich auf der Unterseite des Kopfes, nahe dem Lippen- und Kinnrande. Aus der Verwachsung vieler solcher Gebilde gehen die größeren Tafeln hervor.

Haases (1900) Untersuchungen über den Bau und die Funktion der Haftlappen bei Geckotiden erstrecken sich auf *Hemidactylus platycephalus* (= *H. mabuia*), *H. verruculatus* (= *H. turcicus*), *Platydactylus guttatus* (= *Gecko verticillatus*), *Phyllodactylus* (*Oedura*?), *Gymnodactylus marmoratus*, *Platydactylus muralis* (= *Tar. maur.*). Auf dem vorderen Teil der palmaren Oberfläche der Haftblättchen (entspricht der Oberseite einer Schuppe) stehen in regelmäßigen Reihen nebeneinander Büschel von Haaren, die gleichmäßig in die oberfläch-

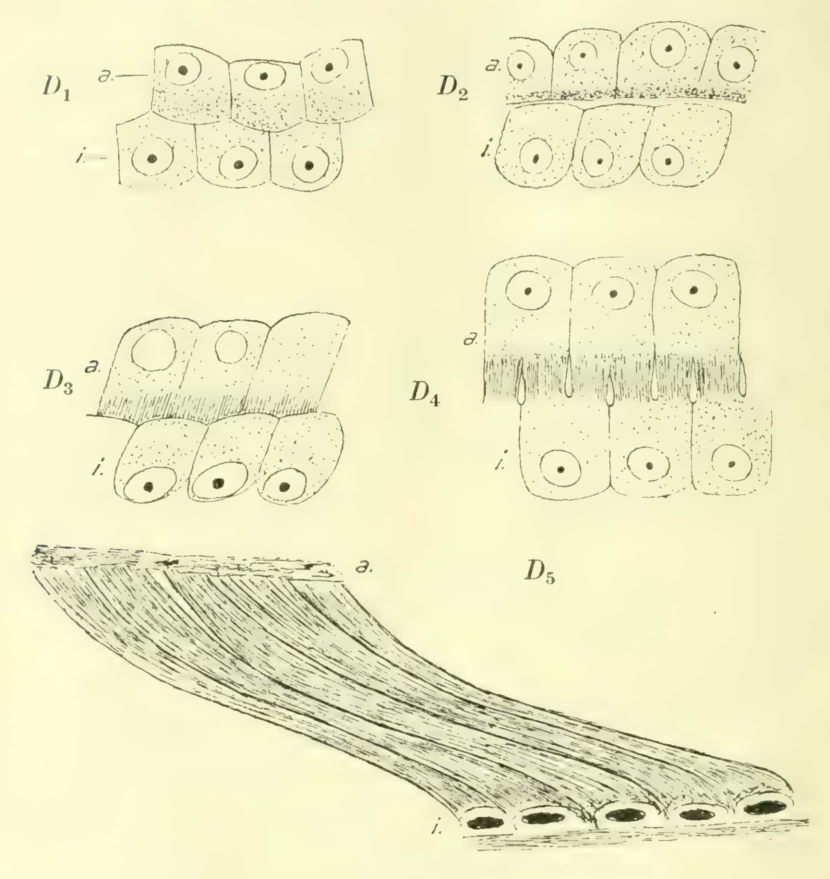
liche Schicht der Epidermis übergehen; im hinteren Teil dagegen finden sich nur kleinere Härchen. Die Hafthaare entstehen innerhalb der Epidermis, an der Grenze der alten und neuen Epidermisgeneration zwischen zwei Lagen außergewöhnlich großer Zellen, die Cartier (s. o.) entdeckte. Die innere Zelllage stellt die Oberfläche der neuen Epidermisgeneration dar; ihre Elemente besitzen cylindrische Form, granuliertes und stark gefärbtes Protoplasma; der Kern liegt im basalen, abgerundeten Teil der Zellen; die äußere Zellgrenze ist dadurch verwischt, daß die Cuticularbüschel mit ihrem basalen Abschnitt in das Protoplasma eindringen. Die äußeren Zellen sind sehr voluminös, ihr Protoplasma ist granuliert und nur schwach färbbar. Die Cuticularbildungen dringen nicht in das Plasma dieser Zellen ein, sondern legen sich nur gegen die Basis. Bei *Hemidactylus verruculatus* beobachtete Haase den Beginn der Differenzierung dieser Zellen. Zwischen dem Rete Malpighii und den unteren Lagen der Hornschicht finden sich drei bis vier Lagen rundlicher Zellen. Nach dem freien Rand des Haftlappens zu heben sich zwei Lagen dieser intermediären Schicht allmählich von der Umgebung ab, indem sich die Zellen vergrößern. Sie sind voneinander durch einen ziemlich breiten, hellen Saum getrennt, die erste Abgrenzung der äußeren Epidermisgeneration gegen die sich heranbildende; der helle Saum zeigt eine senkrechte Strichelung, die nach Haase auf Intercellularbrücken zurückzuführen ist. Die Entwicklung der Haftlappen untersuchte Haase an Embryonen von *Hemidactylus mabuia* von 13, 15, 18, 19, 20, 21$^1/_2$ und 22 mm (gemessen wurde die Bauchlinie von der Schnauzenspitze bis zum After). Die erste Anlage bilden Cutispapillen, die in der Breite der Zehen ausgezogen sind, zunächst senkrecht auf der Oberfläche stehen, später sich nach der Zehenspitze hin umlegen. Nunmehr läßt sich eine größere palmare und kleinere dorsale Fläche unterscheiden, deren erste durch die mächtigere Entwicklung des bedeckenden Epithels ausgezeichnet ist. In den folgenden Stadien (15 und 18 mm) nehmen die Papillen allmählich die Gestalt der ausgewachsenen Lappen an. Das erste Auftreten der »äußeren und inneren Häutungszellen« Cartiers stellte Haase an Stadien von 19 mm fest; auf dem anschließenden Stadium (19—21,5 mm) waren die »Cuticularhaare« schon in Form eines ziemlich hohen gestrichelten Saumes vorhanden, der an Höhe zunimmt und zunächst an seinem äußeren Ende sich in Bündelchen aufzublättern beginnt. In Übereinstimmung mit Cartier und im Gegensatz zu Nicolas nimmt Haase an, daß die Härchen, ursprüngliche Zellbrücken, sich durch Ausscheidung seitens der basalen Cylinder-

zellen vergrößern; gegen eine Beteiligung der äußeren »Häutungszellen« spricht nach HAASE, daß diese Zellen während der Bildung der Härchen gleiche Größe behalten. Ob die basalen Zellen außer den Borsten noch eine Cuticula ausscheiden, auf welcher jene stehen, oder ob diese Zellen selbst zu einer homogenen Schicht verschmelzen, läßt unser Autor unentschieden. — Die Cutis stellt ein lockeres, zahlreiche spindelförmige Zellen enthaltendes Bindegewebe dar; ihre der Epidermis anliegende Schicht ist im palmaren Teil der Papille als Stratum pigmentosum deutlich ausgebildet. Das Pigment besteht teils aus ovalen Ballen, teils verzweigten Zellen, welch letzte embryonal aus Cutiszellen hervorgehen, die epithelartig angeordnet unter der Epidermis liegen und in diese eindringen, so daß sie später zur Hälfte in der Cutis, zur Hälfte zwischen Zellen des Rete Malpighii gelegen sind, sogar noch höher in die Epidermis eindringen. Zwischen der Haut und der Muskulatur sollen zahlreiche Lymphräume vorkommen.

J. KUNITZKY (1903) fand im Gegensatz zu BRAUNS (s. o.) Beobachtungen an *Tarentola mauritanica*, HAASES an *Hemidactylus mabuia*, daß bei *Ptychozoon homalocephalum* die Bildung der Borsten an den Haftläppchen schon im Embryonalleben innerhalb der Epidermis statthat. [Die in der Literatur bei KUNITZKY angeführte frühere Arbeit des gleichen Autors »Die Entstehung und Entwicklung der Cuticularhärchen auf den Pfoten von *Platydactylus mauritanicus*« habe ich nur als Titel in den Travaux de la Société impériale des naturalistes de St.-Pétersbourg, Bd. XXXIII, 1902, auffinden können.]

Nach H. R. SCHMIDT (1904) sind die Borsten auf der volaren Seite der vorderen Hälfte eines Haftlappens von *Ptychozoon homalocephalum* [nebenbei wurden *Platydactylus mauritanicus* (= *Tarentola maur.*) und *Hemidactylus* sp.? untersucht] zu pinselartigen Büscheln vereint, die in regelmäßigen Reihen der äußersten Schicht der Epidermis aufsitzen; diese Pinsel stehen zu je vier (selten mehr oder weniger) in annähernd quadratischen Feldern angeordnet, die ihrerseits zu etwas unregelmäßigen Quer- und Längslinien zusammentreten. Jedes einzelne Härchen entspringt isoliert aus der Epidermis und ist an seinem distalen Ende kurz nach unten umgebogen, so daß es sich mit einer winzigen Endfläche (nicht Spitze) der Unterlage auflegen kann. Die beiden Zellreihen, die, an der Grenze der äußeren und inneren Epidermisgeneration gelegen, sich an der Bildung der Borsten beteiligen, die »Bildungszellen der Borsten« (s. Textfig. *D* 1—5, nach den Abbildungen 4, 5, 6, 8, 9 von H. R. SCHMIDT entworfen), sind zu Beginn der Borstenentwicklung annähernd gleich groß, kubisch oder kurz

cylindrisch; der Kern liegt in der Peripherie der Zellen, das soll heißen, in dem von der Bildungszone der Borsten entfernten Teil, also in den oberen Zellen oben, in den unteren unten. Die beiden Zelllagen sind in eigentümlicher Weise gegeneinander verschoben, so daß auf (Quer-



Textfig. *D.*

Histogenese der Haftborsten von *Ptychozoon homalocephalum* nach H. R. Schmidt, schematisiert. *a*, äußere, *i*, innere Borstenbildungszellen.

und Längs-)Schnitten immer eine äußere genau über zwei inneren, und eine innere genau über zwei äußeren steht; das ergibt räumlich, daß jede äußere Bildungszelle über vier inneren, jede innere unter vier äußeren steht. Somit hängt also während der Borstenbildung jede Zelle mit vier anderen zusammen und daraus erklärt sich die Gruppierung der Borstenpinsel zu Vierergruppen. Die Haftborsten stellen nun nach H. R. Schmidt in ihren ersten Anfängen Proto-

plasmabrücken dar, allein außer den Brücken beteiligen sich noch intracelluläre Partien der Zellen an ihrer Bildung. In den ersten Stadien (Fig. D_1) liegen die Bildungszellen (zwischen denen Brücken nicht nachzuweisen waren!) einander dicht genähert. Die Basis der äußeren Bildungszellen erscheint stärker und gröber punktiert. Später (D_2) erscheinen die Zellreihen durch einen Spalt (wohl Kunstprodukt!) voneinander getrennt und an der Basis der äußeren Zellen hebt sich eine dunklere, anscheinend homogene Schicht ab, wahrscheinlich die erste Differenzierung von Stäbchen, die als direkte Fortsetzungen der Zellverbindungen innerhalb der äußeren Bildungszellen gelten. Darauf strecken sich die äußeren Bildungszellen, in denen die Stäbchen nunmehr deutlich hervortreten (D_3), ihre Begrenzung gegen die inneren wird undeutlich (D_4), und jetzt macht sich auch schon die bündelartige Abgrenzung der Stäbchen zu den späteren Pinseln bemerkbar. Nun entwickeln sich die Stäbchen rasch zu bedeutender Länge; die äußeren Bildungszellen sind in ihren Umrissen noch sehr deutlich erhalten, die inneren haben an Höhe bedeutend abgenommen, platten sich ab und verhornen. Kurz vor dem Abwerfen der älteren Epidermisgeneration (D_5) ist von den äußeren Zellen nur noch eine detritische Masse mit Spuren der Zellkerne erhalten, die sich mit dem darübergelegenen Stratum corneum abhebt; die unteren Bildungszellen sind ganz platt geworden, ihre verschrumpften Kerne noch nachzuweisen. H. R. Schmidt betrachtet im Gegensatz zu Cartier, Nicolas und Haase die innere und äußere Lage als Matrices der neuzubildenden Härchen. Mir scheint, eine unbefangene Betrachtung der Figuren unsres Autors zeigt, daß die Haare intracellular in den äußeren Bildungszellen entstehen und die inneren Zellen nur insofern mitbeteiligt sind, als die Borsten in ihnen verankert sind. Die von Haase beobachteten Lymphräume sind nach H. R. Schmidt Teile von Blutkammern, die in den Zehen unterhalb der Phalangen in großer Ausdehnung vorhanden sind.

Krauss (1905) hat bei seinen Studien über den Zusammenhang von Epidermis und Cutis bei Sauriern und Krokodilen auch Geckoniden berücksichtigt. Bei einem 1 cm langen Embryo von *Platydactylus mauritanicus* (= *Tar. maur.*), dessen Schuppen bereits in Form kleinster Erhebungen über die Rückenfläche zerstreut auch an den Extremitäten im ersten Beginn vorhanden waren, erschien die Epidermis zwei -bis dreischichtig. Die Zellen der Malpighischen Schicht zeigten häufig fädiges Plasma und waren oft von hellen hyalinen Räumen durchsetzt (Kunstprodukt!?). An einzelnen Stellen findet sich

Pigment zwischen den Epithelzellen. Die Epidermis ist gegen die Cutis durch ein feines, strukturloses Häutchen abgesetzt. Das Corium besteht aus feinen, in der Tiefe kräftigeren Bindegewebsfasern mit eingestreuten Kernen. In den derberen Partien sind bereits feine elastische Fasern vorhanden, die als gekörnte Linien von gewundenem Verlauf bis an die Epithelgrenze hinanreichen.

An einzelnen Schuppen ist eine starke Kernvermehrung in der Malpighischen Schicht im Gange; hier liegen zahlreiche Kerne umgeben von chromophilem netzbildendem Protoplasma; einzelne neugebildete Kerne in der Umgebung sieht man vielfach gebläht, schwach färbbar oder auch geschrumpft. Nach der Cutis zu werden die neuentstandenen Kerne größer und zeigen häufig eine zackige Form; hier bilden sich in ihrer Umgebung feinste kollagene Fibrillen, die sich anfangs schwach, später besser färben. Wo die Neubildung von Zellen in der Epidermis stattfindet, verschwindet die feine strukturlose Grenzmembran. Die Fibrillenentwicklung wird besonders durch die in jedes Hautelement aufsteigende Gefäßschlinge eingeleitet; so kommt die in die Papillen aufsteigende Abzweigung des kompakten Coriums zustande. — Beim Erwachsenen (Nackengegend) besteht die Epidermis aus einer äußeren breiten Lage mit gezähneltem freien Rand, die sich in Pikrinsäure gelb färbt, einer darauf folgenden faserigen Schicht mit Spalten, die zum Teil noch Kernreste einschließen, und einer innersten, von Säurefuchsin dunkelrot gefärbten, körnigen Lage mit deutlichen Kernresten. In den basalen Epithelzellen sind sehr feine Epithelfasern zu beobachten. Die Epidermis besitzt spärliches Pigment. Unter dem Epithel folgt ein lockeres feinmaschiges Bindegewebe, dessen zarte Büschel bis direkt ans Epithel gehen, häufig von sternförmig anastomosierenden Zellen mit ovalem Kern bedeckt. In den feinen Maschen dieser Grenzschicht sowie im oberen Teil der kompakten Cutis liegen rundliche oder unregelmäßig geformte Zellen mit hellem Kern. Ferner findet sich dort braunes und schwarzes Pigment. Das Epithel der Epidermis wird durch das feine Bindegewebe, welches die Maschen umschließt, meist deutlich abgegrenzt. An einzelnen Stellen sind die unteren Ränder der basalen Malpighischen Zellen zipfelförmig gegen die Cutis ausgezogen; Bindegewebsfasern verbinden sich derart mit ihnen, daß das Collagen bei der Verbindung mit der Zelle aufhört. An der Grenze der lockeren und kompakten Cutis liegen große, stark verzweigte Chromatophoren, die ihre Ausläufer vielfach bis dicht an die Epithelgrenze senden. Die Cutis besteht aus derben Bindegewebszügen, die zum Teil der

Oberfläche parallel verlaufen, anderseits senkrecht in die Höhe steigen, ist aber größtenteils von querverlaufenden, sehr starken, scharf abgegrenzten Bindegewebsbündeln durchsetzt, die auf dem Querschnitt eine andre Färbung zeigen als die übrigen Bindegewebszüge. Sie enthalten ziemlich zahlreiche Kerne, die in den quergetroffenen Bündeln meist in der Mitte liegen, von etwas unregelmäßiger Form und von einem schmalen Hohlraum umgeben sind. Da der Autor mit keinem Wort der Verknöcherungen Erwähnung tut, nehme ich an, daß die Schilderung dieser sonderbaren, scharf abgesetzten, anders sich färbenden Bindegewebsbündel mit centraler Lagerung der Kerne auf die Hautverknöcherungen zu beziehen ist! Das Unterhautbindegewebe ist locker, von größeren oder kleineren Lymphräumen durchsetzt.

Otto (1908) untersuchte die Hautverknöcherungen von *Tarentola mauritanica* (*Hemidactylus frenatus*, *H. specialis* und *Ptychozoon homalocephalum* wiesen keine Ossifikationen auf). In bezug auf ihre Verteilung hebt er hervor, daß die ersten Schwanzringe auf ihrer Dorsalseite noch die typische Anordnung der Knochenelemente zeigen; beim siebten Ring jedoch verschwinden sie unter den kleinen Hornschuppen, beim 13. auch unter den großen Stacheln, so daß die nun folgenden Schwanzringe frei von Cutisverknöcherungen sind. Auf der Bauchseite finden sich unregelmäßig polygonale Knochenelemente bis zum dritten Schwanzring; dann werden die Knochenplättchen allmählich dünner, treten nur noch am Fuß der einzelnen Schuppen auf und sind an der Ventralseite des zwölften Schwanzringes ganz verschwunden. Auf der dorsalen Seite der Extremitäten reichen die Knochenplatten bis zu den Zehenspitzen hinaus, auf der ventralen nur bis zur Fußsohle. Die Verknöcherungen der Kopfhaut zeigen nichts von der typischen diagonalen Reihenordnung der Knochenplättchen der Haut des Rumpfes sind polygonal und schließen ohne sonderliche Ordnung aneinander. Die mit kleinen Hornplättchen bedeckte Haut in der Umgebung der Ohr- und Nasenöffnung zeigt ebenfalls polygonale Knocheneinschlüsse. In den Schildern der Oberlippe lassen sich die Knochenplättchen, immer dünner werdend, bis zum Rand verfolgen. Auch an der Ventralseite des Kopfes werden die Verknöcherungen nach den Kieferschildern hin immer kleiner. An der Übergangsstelle dieser zu den kleinen anschließenden Schüppchen stehen längliche Knochenplättchen, welche die typischen an Größe um das zwei- bis dreifache übertreffen, in einfacher Reihe wie Palisaden aneinander geschlossen; dann folgen wieder die gewöhn-

lichen Elemente. Daß die drei, nach hinten auf die Unterkieferschilder folgenden Schüppchenreihen nicht wie alle übrigen Schuppen caudalwärts, sondern kopfwärts gerichtet seien, wie Otto behauptet, kann ich nach einer Prüfung der Verhältnisse unter dem Binocularmikroskop nicht bestätigen; es handelt sich bei diesen Hautelementen noch um Höckerschuppen. Frei von Verknöcherungen sind die Gelenkfalten der Extremitäten, die Fußsohle, die Unterseite der Zehen, die hintere Schwanzgegend und die kreisförmige Hautfalte um das Auge. Ein junges Exemplar von 7 cm zeigte auf der Bauchseite nur in der Gegend der vorderen Extremitäten Verknöcherungen in der charakteristischen Gestalt und Lagerung; in der Mitte der Bauchseite haben diese schon ihre regelmäßige rhombische Gestalt verloren und an Größe eingebüßt; in den Schüppchen der Cloakengegend konnten nur noch ganz vereinzelt einige winzige Kalkklümpchen entdeckt werden. Auf dem Schwanz verschwinden die Kalkeinlagerungen in viel früheren Ringen als beim erwachsenen Tier. Histologisch bringt Otto nichts neues; vielmehr bleiben seine Schnittbilder an Details hinter Todaros Abbildungen 1 und 23 zurück. Er glaubt, daß an den Stellen, wo die Cutisverknöcherungen allmählich im Schwinden begriffen sind, eine Beziehung zwischen Horn- und Knochengebilden bestehe, diese überhaupt früher eine enge gewesen sei; auch im regenerierten Schwanz treten Knochenplättchen auf, die gruppenweise den Hornschuppen entsprechen.

Der Anschauung Ottos, daß bei Geckoniden eine Beziehung zwischen Horn- und Knochenschuppe vorhanden sei, bin ich nach einer Prüfung der Verhältnisse bei *Tarentola mauritanica* und *T. annularis* (W. J. Schmidt 1910) entgegengetreten und meine neuen, hier vorgelegten Funde können mich nur in diesem Standpunkt befestigen. Damals wies ich darauf hin, daß in den Schindelschuppen von *Geckolepis* eigenartige Verknöcherungen, ganz abweichend von den sonst bei Geckoniden bekannten, auftreten.

Auf diesen Fund hin unterzog ich das Integument von *Geckolepis* einer genaueren Untersuchung (W. J. Schmidt 1911). *Geckolepis* (ähnliches findet sich bei *Teratolepis*, *Teratoscincus* und einigen andern Formen), ist von den übrigen Geckoniden durch den Besitz platter, ovaler Schindelschuppen am ganzen Körper ausgezeichnet, die sich von denen der Scincoiden schon durch die kleine Anwachsfläche und den größeren Neigungswinkel gegen die Ebene der Haut unterscheiden. Die Außenfläche der Epidermis ist auf der Oberseite der Schuppen mit kleinen dichtstehenden Härchen, auf der Unterseite des freien

Randes mit größeren aber vereinzelten, ähnlichen Gebilden bedeckt. Darin und im Verhalten der am Hinterrand der Schuppe angeordneten Sinnesorgane haben sich trotz der bedeutenden Umformung, die das Hautrelief erlitt, typische Merkmale des Geckonidenintegumentes erhalten. In den basalen Zellen der MALPIGHIschen Schicht finden sich Epithelfasern. Die Cutis zerfällt in die gering entwickelte subepidermoidale Schicht und das in drei Lagen gegliederte straffe Corium. Die obere Lage des straffen Coriums macht die Hauptmasse der Schuppe aus; sie ist von der unteren durch eine feinfaserige Zwischenlage getrennt, deren Gegenwart bewirkt, daß die Schuppen sich so leicht aus der Haut des lebenden Tieres lösen. Die untere Lage des straffen Coriums bildet eine ziemlich dünne Bindegewebslamelle. Dann folgt die subkutane Schicht, die zwei Arten von Fibrillen unterscheiden läßt; sie enthält die Nerven und Blutgefäße. In der oberen Lage des straffen Coriums, einem verwickelten Geflecht von derben Bindegewebsfasern, liegen eigenartige Hautverknöcherungen, Knochenkrümel, in Form einer Ansammlung, die den Umriß der Hornschuppe wiederholt. Die Knochenkrümel, ausgezeichnet durch den Mangel verästelter Knochenzellen, sind aus kleineren splitterartigen Stückchen zusammengesetzt, die in der Peripherie der Schuppen auch vereinzelt vorkommen und sich durch ihre Kontinuität mit Fasern des straffen Coriums als verkalkte Bindegewebsfasern erweisen. — *Geckolepis* besitzt zwei Arten von Chromatophoren, sonnenförmige in der subepidermoidalen Schicht und wenig stark verästelte, aber mit ihren Ausläufern zum Teil verbundene, in der unteren Lage des straffen Coriums. In beiden konnte als ein heller, scharf umschriebener Fleck die Sphäre nachgewiesen werden. In den ersten, die in einzelnen Fällen sich als zweikernig erwiesen, war die Sphäre oft von einer ringförmigen Ansammlung von Pigment umgeben, die bei der Expansion allmählich verschwindet. Das Verhalten der Chromatophoren spricht dafür, daß ihre »Expansion« und »Kontraktion« auf intracellulären Körnchenströmungen beruht. Auch in den mit purpurfarbenen Pigmentkörnchen versehenen Chromatophoren von *Phelsuma* konnte die Sphäre nachgewiesen werden; da hierüber in dieser Arbeit ausführlich berichtet wird, gehe ich an dieser Stelle nicht weiter darauf ein. »Bläschenzellen« wurden nur bei Embryonen von *Geckolepis* (aber bei Erwachsenen von *Hemidactylus mabuia* und *Phelsuma madagascariense*) festgestellt, Mastzellen in der Zwischenlage des straffen Coriums und in der subkutanen Schicht. — Die dorsoventrale Abplattung des Schwanzes ist hauptsächlich die Folge einer Anhäufung

von subkutanem Fett an den Schwanzseiten. — Nach Entfernung der Schuppen werden in der Haut des Schwanzes die präformierten Bruchstellen sichtbar. — In bezug auf zahlreiche Einzelheiten muß ich auf die Arbeit selbst verweisen.

B. Material und Methode.

Die Auswahl der untersuchten Geckoniden war von dem mir zur Verfügung stehenden Material abhängig und damit in gewissem Grade zufällig, aber doch insofern glücklich, als sie Formen von sehr einfachem und reich differenziertem Hautrelief umschließt, nämlich einerseits verschiedene Arten des Genus *Phelsuma*, anderseits *Tarentola mauritanica* Gr.

Das aus Madagaskar stammende *Phelsuma*-Material, eine Anzahl Stücke von *Ph. madagascariense* Gray, *Ph. dubium* Böttger, *Ph. lineatum* Gray und *Ph. laticauda* Böttger wurde von A. Voeltzkow gesammelt. Auch an dieser Stelle sage ich Herrn Professor Dr. Voeltzkow herzlichen Dank für die freundliche Überlassung dieser wertvollen Echsen. Das *Tarentola*-Material, zwei erwachsene Tiere und ein Junges, erbeutete ich selbst 1908 in der Umgebung von Villefranche s. m. (bei Nizza).

Konserviert waren die *Phelsuma*-Arten in Alkohol und Formol. die erwachsenen Exemplare des Mauergeckos in allmählich verstärktem, mehrfach gewechseltem Alkohol, das Junge in Eisessig-Sublimat. Ein Vergleich mit verschieden behandeltem Material aus andern Familien zeigte, daß Alkohol und Formol für die Fixierung der Reptilienhaut ganz vorzügliches leisten; sie besitzen gegenüber manchen andern Fixierungsflüssigkeiten den Vorteil, daß ihre Einwirkung ohne Schaden unbegrenzt lange dauern kann; eine lange Fixierungszeit ist aber bei der schwer durchlässigen Hornschicht durchaus angebracht. Formol gewährt Alkohol gegenüber den Nachteil, daß es unter Umständen (durch teilweise Oxydation zu Ameisensäure) als saures Fixationsgemisch wirkt und dann die Guanophoren (s. u.) zerstört. Auch die Lipochromfarbstoffe vermag es auf die Dauer nicht zu erhalten, die bei Alkoholkonservierung fast augenblicklich zerstört werden. In Alkohol dagegen bleibt das Guaninpigment — vorausgesetzt natürlich, daß der Alkohol neutral war — viele Jahre lang unverändert. Das ist bei der Untersuchung so vorbehandelten Materials zu berücksichtigen. Anderseits aber scheint Formol für die Fixierung der Epidermis geeigneter zu sein als Alkohol, bei dem leichter Schrumpfungen eintreten; für die Epidermis bewährt sich auch Sublimat. Daß Formol

die Färbbarkeit der Gewebe heruntersetzt, habe ich bei diesen Objekten nicht gefunden.

Total- und Schnittpräparate ergänzten sich bei der Untersuchung.

Brauchbare, aufgehellte Totalpräparate setzen eine geringe Dicke der Haut und damit kleine Formen oder Junge von größeren voraus. Bisweilen gelingt es, die Cutis in einzelne Lagen zu zerspalten, die dann noch gute Bilder ergeben, wenn die Gesamtdicke der Haut zu groß war. Oder es ist möglich, durch Schaben mit einem Rasiermesser die Epidermis und die pigmentreichen oberflächlichen Coriumlagen zu entfernen und damit einen Einblick in die tieferen Hautschichten zu eröffnen; so erhielt ich vorzügliche Flächenansichten der Cutisverknöcherungen von *Tarentola*. Am wertvollsten erwiesen sich Präparate ganzer Hautstücke für das Studium von Form und Lage der Farbzellen. Da aber die Guanophoren und die verschiedenen Arten von Chromatophoren vielfach so dicht gedrängt liegen, daß ihre Beobachtung gleichzeitig nebeneinander erschwert wird, so mußte durch Zerstörung der einen oder andern das Bild gelichtet und aufgeklärt werden. Am einfachsten wurde das durch Behandlung mit Salzsäure und Salpetersäure erreicht: Salzsäure zerstört die Guanophoren [eine Methode, die auch Keller (1895) schon bei *Chamaelon* angewandt hat], Salpetersäure die Porphyrophoren (+ Guanophoren); auch durch Behandlung mit Alkalien läßt sich ähnliches erzielen (s. Tabelle S. 183). — Zur Isolation der Hautverknöcherungen bediente ich mich der Maceration in schwacher Kalilauge oder des Glühens von Hautstücken auf Platinblech bis zur Zerstörung aller organischen Substanz. Die so erhaltenen Verknöcherungen wurden (bei den durch Maceration gewonnenen manchmal noch nachträglich geglüht) in dünnflüssigen oder dicken Balsam eingetragen.

Die Schnitte wurden nach Einbetten der Objekte in Zelloidin-Paraffin (Apathys Methode) mit einem Jungschen Schlittenmikrotom hergestellt in einer Dicke von 5—15 μ. Bettet man nur in Paraffin ein — dabei ist als Zwischenmittel einzig Zedernöl brauchbar — so gelingt es wohl gute Schnitte zu erhalten; aber beim Erwärmen der Schnitte zum Strecken und Aufkleben auf dem mit destilliertem Wasser beschickten Objektträger (zweckmäßig vorher mit Eiweiß-Glyzerin nach P. Mayer eingerieben) pflegen infolge ungleichmäßiger Ausdehnung verschiedener Schnittbestandteile manchmal Zerreißungen einzutreten, welche die Schnitte unbrauchbar machen. Zum Färben kamen hauptsächlich Eisenhämatoxylin nach M. Heidenhain und Delafieldsches Hämatoxylin in Verbindung mit van Giesons Pikrin-

säure-Säurefuchsin oder Orange G in Anwendung. Für die Darstellung der elastischen Elemente leistete WEIGERTS Resorsinfuchsin, als Lösung von GRÜBLER bezogen, ausgezeichnetes. Ich versäumte nicht, auch die ungefärbten Schnitte in destilliertem Wasser zu untersuchen. — Zum Entkalken der Hautverknöcherungen von *Tarentola* diente ein Gemisch von 95 Raumteilen 96%igen Alkohol + 5 Raumteilen chem. reiner Salpetersäure; nach dem Entkalken wurde der Überschuß an Säure durch Zusatz von präcipitiertem Calciumcarbonat neutralisiert. — Die mit Formol konservierten Objekte wurden vor der Überführung in Alkohol gründlich in destilliertem Wasser ausgelaugt.

Einzelne technische Notizen finden später noch Erwähnung.

C. Integument von Phelsuma.

1. Hautrelief.

Das auch wohl schon von andern benutzte Wort »Hautrelief« gebrauche ich als eine Sammelbezeichnung für jegliche Art äußerlich sichtbarer Formverhältnisse am Integument der Reptilien; es werden darunter also ebenso gut die verschiedenen Arten der Hautelemente (die Körner, Schindelschuppen, Schilder usw.) verstanden, wie sie bei Eidechsen, Schlangen und Krokodilen vorkommen, als auch jene, schon von diesen Bildungen entferntere bei Schildkröten und zwar inbezug auf Form und Anordnung. Einen solchen generellen Begriff zu schaffen, schien mir wünschenswert, weil der bis jetzt übliche Ausdruck Beschuppung (Pholidose) nicht auf alle Ordnungen der Reptilien anwendbar ist, ganz abgesehen von der verschiedenen Bedeutung, in der das Wort Schuppe gebraucht wird. Verstehen doch die einen darunter im weitesten Sinne alle Hautelemente bei Eidechsen und Schlangen, während andere es auf die stark abgeplatteten, nach Art von Schindeln sich deckenden eingeengt wissen wollen. —

Ich habe vornehmlich das Hautrelief bei *Phelsuma madagascariense*, der größten mir zur Verfügung stehenden Art, untersucht. Auch hier sind die Hautelemente noch so klein, daß die Anwendung einer 20—30fachen Vergrößerung nötig wird, um die Formverhältnisse sicher zu erkennen; hierbei leistete mir ein ZEISSsches Binocularmikroskop unschätzbare Dienste. Unterstützt werden die so gewonnenen Ergebnisse durch einen Vergleich mit Schnittbildern.

Während nach SOKOLOWSKY (1899) der Körper von *Phelsuma* dorsal gleichmäßig von sehr kleinen radiärsymmetrischen Körnerpapillen bedeckt sein soll, geht schon aus BOULENGERS (1885) Schilderung hervor, daß die Hautelemente nicht so einfach sind, wie es auf den

ersten Blick scheinen möchte; vielmehr weisen sie bei eingehender Untersuchung zahlreiche Details auf, die auch das Integument dieser Formen nicht als ganz primitives erscheinen lassen. Nach dem Befund bei *Phelsuma* ist es mir fraglich geworden, ob überhaupt bei erwachsenen Geckoniden radiärsymmetrische Hautelemente vorkommen — ich sehe von den platten Schildern ab, die kaum als primitive Bildungen betrachtet werden können.

Die Lippen von *Phelsuma madagascariense* sind von flachen, durch linienartige Nähte abgegrenzten Schildern bedeckt. Nach der Oberseite der Schnauze zu verkleinern sich die Hautelemente fortschreitend, wie überhaupt der Kopf dorsal von sehr kleinen Elementen bedeckt ist. Die unmittelbar auf die Lippen folgenden flachen Gebilde sind isodiametrisch polygonal und zeigen schon eine leichte Wölbung. Diese nimmt weiterhin zu und alsbald — schon vor den Augen — treten Kiele auf den Hautelementen auf, die sich durch starken Glanz bemerkbar machen. Die Kiele erstrecken sich nur auf einen mittleren Teil des Tuberkels, erreichen aber weder Vorder- noch Hinterrand und sind überwiegend in die Längsrichtung des Körpers gestellt. Die durch diese Stellung hervorgerufene Annäherung der Hautelemente an bilaterale Gebilde wird dadurch vervollständigt, daß die Basis dieser Tuberkeln nicht mehr isodiametrisch polygonal ist, sondern einen größeren Durchmesser in der Längsrichtung aufweist. Dazu kommt noch, daß die Sinnesorgane, die auf den platteren Elementen in größerer Zahl (etwa 20) über die ganze Flachkuppel mit besonderer Bevorzugung des Randes zerstreut sind, bei den gekielten Tuberkeln sich auf den vom Kiel freien, hintersten Teil beschränken. Alles dies kennzeichnet die Hautelemente schon hier, vor den Augen, als bilateral und sie verdienen, streng genommen, nicht den Namen von Körnerpapillen oder Rundhöckerpapillen, wenn damit ihr radiärsymmetrischer Bau gekennzeichnet werden soll, sondern von Zapfenhöckerpapillen in der Terminologie Sokolowskys. Hinter der Verbindungslinie der Augen beginnt eine bedeutende Verkleinerung der Hautelemente, sie werden wieder isodiametrisch, behalten aber ihre Kiele bei, die auch hier in Längsrichtung des Körpers gestellt sind. Ob die Bedeutung der Schuppenkiele in einer Versteifung des Hautelementes zu sehen ist, wie Sokolowsky (1899, S. 33) meint, ist hier bei ihrer schwachen Ausbildung unwahrscheinlich.

Im Nacken vollzieht sich der allmähliche Übergang zu der typischen Form der Hautelemente des Rückens, stark gewölbten, hochkuppeligen, gekielten Gebilden mit rundlich-länglicher Basisfläche. Ihr gegenseitiger Abstand ist größer als bei den Höckerpapillen des

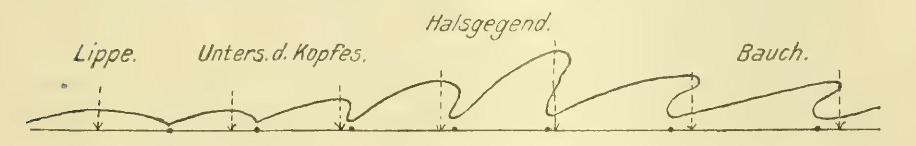
Kopfes, so daß sie nicht mehr wie diese durch linienartige Nähte, sondern durch schmale Furchen voneinander getrennt sind. In der Anordnung dieser Höcker macht sich eine gewisse Regelmäßigkeit bemerkbar, eine Reihenstellung in Quer- und Längsrichtung des Körpers, die allerdings immer nur über kurze Strecken hin zu verfolgen ist. Diese Gebilde verraten in der Aufsicht kaum ihren bilateralen Bau, der auf Schnitten unzweifelhaft zutage tritt (Taf. X, Fig. 34): an der cranialen Seite (links in der Abbildung) steigt die Wölbung des Höckers langsam an, während sie an der caudalen (rechts) jäh und sogar etwas überfallend abstürzt. Noch deutlicher zeigt das Fig. 38, Taf. X, von *Ph. lineatum*. Hier ist durch die Verlagerung des »Erhebungscentrums« der Papille nach hinten ein Gebilde zustande gekommen, bei dem schon von Ober- und Unterseite der Schuppe gesprochen werden kann; abgesehen von diesen Formverhältnissen ist auch das Epithel auf der Unterseite dünner. Allerdings finden sich auch Schuppen, die auf dem Längsschnitt beiderseits gleichmäßig abfallen (Fig. 40, Taf. X, *Phels. laticauda*) und craniale und caudale Richtung nicht unterscheiden lassen; aber es handelt sich hier um vereinzelte Vorkommnisse: ein Schnitt, der eine Anzahl von Höckern enthält, gestattet aus ihrer Verlagerung nach hinten ohne weiteres Richtung zum Kopf und zum Schwanz zu erkennen. Es handelt sich also bei diesen »Körnern« schon um bilateral symmetrische Gebilde.

Nach den Seiten des Körpers zu werden die Höckerpapillen allmählich größer aber flacher, die Kiele verschwinden. Hier erscheinen die Hautelemente deutlicher noch als auf der Mitte des Rückens in Querreihen gestellt, deren Zahl bei der bedeutenderen Größe der Höcker geringer ist.

Dorsal und auch an den Seiten des Körpers stehen zwischen den geschilderten Elementen zerstreut solche von abnorm geringem Umfang.

Auf der Rückenseite des Schwanzes nehmen die Hautelemente an Größe zu, werden flacher, schließlich kiellos und decken sich in ganz geringem Maße craniocaudal, aber nicht seitlich (s. Fig. 12, Taf. VIII); ihre Anordnung erfolgt in regelmäßigen Querreihen, von denen die aufeinanderfolgenden derart alternieren, daß die zugespitzten Enden der Schuppen in der voraufgehenden Reihe immer zwischen je zwei Schuppen hineinragen. Diese strenge Reihenanordnung hängt zweifellos mit den präformierten Bruchstellen zusammen, die äußerlich kenntlich sind. Auf jedes Schwanzsegment entfallen nach Boulenger (1885) fünf bis sechs Querreihen an den Seiten, sieben bis neun auf dem Rücken.

Die unmittelbar an die Lippenschilder angrenzenden Schilder auf der Unterseite des Kopfes sind von polygonalem Umriß, flach, dicht aneinanderschließend. Sie nehmen bald an Größe caudalwärts ab, bekommen rundlichen Umriß und lösen sich immer mehr mit ihrem hinteren Ende aus der Haut. An der Grenze von Kopf und Hals nehmen sie wieder an Größe zu. Wie die Umformung der Schilder zu den flachen Schuppen der Bauchseite von statten geht, zeigt ein Schnitt durch die Haut in der Längsrichtung des Körpers vom Kinn bis zur Brust. Textfig. *E* gibt die Verhältnisse insofern schematisiert wieder als der Formwechsel der Hautelemente in Wirklichkeit sich in einer größeren Längenausdehnung und daher weniger schroff vollzieht.



Textfig. *E*.

Schematisiertes Profil der Haut von *Phelsuma madagascariense* auf einem Schnitt in der Längsrichtung des Körpers von der Schnauzenspitze bis zur Bauchgegend, um den Übergang der Lippenschilder in die Bauchschuppen zu zeigen. Die Pfeile projizieren das Erhebungszentrum auf die Basis der Schuppen, deren Grenzen durch Punkte auf der Grundlinie angedeutet sind.

Man beobachtet, wie das Erhebungscentrum der gleichmäßig gewölbten Lippenschilder auf der Unterseite des Kopfes sich immer mehr aus seiner Lage über der Mitte der Basisfläche der Papille nach hinten verschiebt und schließlich über die Basis der nächsten Papille fällt. Damit geht eine Höhenzunahme der Papille einher, die in der Halsgegend das Maximum erreicht, weiterhin einer Abflachung Platz macht, deren Ergebnis die Bauchschuppen sind. Die Bauchschuppen sind platte Schüppchen mit bald mehr gerundetem, bald mehr zugespitztem Hinterrand, die sich seitlich und caudalwärts, wenn auch in geringem Maße decken. In der seitlichen Deckung bestehen Unterschiede, indem entweder eine Schuppe rechts und links die Nachbarschuppen deckt bzw. von ihnen überdeckt wird, oder aber eine Schuppe rechts überdeckt, links gedeckt wird bzw. umgekehrt. Die Bauchschuppen stehen in zwei diagonal sich kreuzenden Liniensystemen. Wenn somit eine gewisse Ähnlichkeit der Bauchschuppen bei den Geckoniden mit den Schindelschuppen der Scincoiden nicht zu verkennen ist, so bleiben doch gewisse schwerwiegende Unterschiede bestehen. Abgesehen von dem Verhalten der Verknöcherungen, auf das hier nicht näher eingegangen werden kann, steht die Schindelschuppe der Geckoniden

unter größerem Winkel vom Körper ab als die der Scincoiden; ferner behält der Hinterrand der Bauchschuppen bei *Phelsuma* eine gewisse Dicke und der Übergang von der Ober- zur Unterseite ist gerundet, während eine Scincoidenschuppe am Hinterrand sich zu einer Schneide zuschärft; man vergleiche hierzu Taf. X, Fig. 35, *Phels. mad.* und Fig. 41 *Phels. laticauda.* Diese Verschiedenheiten beruhen auf dem geringeren Grad der Abplattung bei den Geckoniden, der als ein primitiver Zustand erscheint. Wie auf der Rückenseite begegnet man auch auf der Bauchseite vereinzelt sehr kleinen, gleichsam rudimentären Schüppchen, die zwischen den andern hervorlugen.

Hinter der Cloakenspalte findet sich jederseits ein Cloakensäckchen; wir werden diese Gebilde in einem besonderen Abschnitt eingehend behandeln (s. S. 224). Nach außen von diesen machen sich ferner, aber nur beim Männchen, zwei kleine, mit der Spitze nach außen gerichtete Kegel bemerkbar (vgl. *H* Textfig. *G*, S. 224), die durch Vorwölbung einer geringen Zahl von Schuppen zustande kommen. Diese Einrichtung, ein Geschlechtsmerkmal des Männchens, dürfte seinem Abrutschen vom Weibchen bei der Begattung vorbeugen.

Auf der Unterseite des Schwanzes decken sich die Schuppen weniger als am Bauch aber mehr als auf dem Rücken des Schwanzes; in der ventralen Mittellinie tritt eine Reihe quer verbreiterter Schuppen auf.

Die Oberseite der Extremitäten ist mit Hautelementen versehen, ähnlich denen des Rückens, und wie diese gekielt; nur erscheint ihr Hinterende am Unterarm und Oberschenkel schärfer zugespitzt. Auf der Oberseite der distal verbreiterten Zehen finden sich platte Schüppchen. Die Unterseite der Extremitäten nähert sich in ihrer Beschuppung derjenigen des Bauches. Die Zehen tragen auf der Unterseite eine Reihe ungeteilter Haftlappen. Da die Haftlappen der Geckoniden mehrfach in letzter Zeit untersucht wurden, habe ich sie nicht genauer vorgenommen. —

Boulenger (1885, S. 209) sagt in der Charakteristik des Genus *Phelsuma*: »Digits . . . clawless«, die Zehen ohne Klauen. Eine genaue Prüfung der mir vorliegenden Exemplare ergab, daß ein Stück von *Phelsuma lineatum* an allen Zehen der Hinterextremitäten, sogar an den rudimentären inneren, feine, stark gebogene Nägel besitzt; dagegen konnte ich bei einem andern Exemplar weder am Vorder- noch am Hinterfuß Nägel feststellen. Fernerhin kamen bei einem Exemplar von *Phels. madagascariense* an einigen Zehen der Hinterextremität Klauen zur Beobachtung, während andre Stücke nichts

davon erkennen ließen. Auch bei *Phels. dubium* und *Ph. laticauda* suchte ich vergeblich nach Klauen. BOULENGERS Behauptung trifft also in vollem Umfange nicht zu, vielmehr können, wie erwähnt, an den Zehen der Hinterextremität Klauen in verschiedener Zahl auftreten, ein Zustand, der aber induvidueller Variation unterliegt.

Das Vorkommen von Schenkelporen erwähnt BOULENGER (1885) nur für die Männchen von *Phelsuma*. Ich finde auch bei einem Weibchen von *Phels. madagascariense* und einem solchen von *Phels. lineatum* das Homologon der Schenkelporen in kleinen eingestochenen Punkten der in Betracht kommenden Hautelemente.

Die vorstehende Schilderung bezieht sich, soweit nicht anders bemerkt, auf *Phelsuma madagascariense.* In betreff der andern Arten sei nur folgendes noch erwähnt. *Phels. laticauda* zeigt nach BOULENGER (1885) gewöhnlich unregelmäßige Beplattung auf der Unterseite des Schwanzes; ich finde dagegen bei dem einzigen mir vorliegenden Exemplar eine mediane Reihe verbreiterter Schuppen. Bei *Phels. lineatum* beobachte ich in Übereinstimmung mit BOULENGER das Fehlen der querverbreiterten Schuppen. Die beiden letzterwähnten Arten zeigen ein charakteristisches Verhalten der Hautsegmente am Schwanz, indem in jedem Segment dorsal von vorn nach hinten eine zunehmende Größe der Schuppen zu beobachten ist, so daß das Segment caudal mit einer größeren Schuppenreihe endigt; auch BOULENGER bemerkt von *Phels. lineatum* “segments . . . limited by a row of larger scales”. —

Verschiedene der mir zur Verfügung stehenden Exemplare besaßen regenerierte Schwänze; in allen Regeneraten verschwinden die Grenzen der Hautsegmente. Bei *Phelsuma madagascariense* (zwei Exemplare) stehen die neugebildeten Hautelemente hier mehr, dort weniger regelmäßig in Querreihen; die mediane Schuppenreihe auf der Ventralseite des Schwanzes kehrt auch im Regenerat wieder; gleiches beobachtete BOULENGER (1885). Anders verhält es sich dagegen bei *Phelsuma dubium* (drei Exemplare): das Hautrelief zeigt kleine Elemente ohne regelmäßige Anordnung; die vergrößerten Schuppen, die der primäre Schwanz ventral median in mehreren Reihen aufweist, treten am Regenerat nicht hervor. Ein viertes Exemplar der gleichen Art zeigte einen wiedererzeugten Schwanz, dessen Ende nochmals regeneriert war, wie eine plötzliche Verjüngung und Absetzung gegen den Rest deutlich machte; im übrigen verhielt sich dieses zweifache Regenerat wie die einfachen.

2. Farbenkleid.

a. Färbung und Zeichnung.

Boulenger (1885) schildert das Farbenkleid von *Phelsuma madagascariense* an Spiritusexemplaren wie folgt: Oberseite grünlich, bläulich oder purpurn, einförmig oder mit heller (roter) Zeichnung ... Die Kehle weist mehr oder weniger deutliche schwärzliche Male auf. Voeltzkow (1893) erwähnt vom lebenden *Phels. mad.*, daß er grünlich sei mit roten Flecken auf dem Rücken. Krefft ((1907) rühmt die Farbenpracht des lebenden Tieres mit begeisterten Worten: neben dem leuchtenden, sammetartigen Smaragd nehme sich das hochzeitliche Grün der Smaragdeidechsen fast noch stumpf aus; ein würdiger Vergleich mit anderen Terrarientieren lasse sich nicht finden; allenfalls bei gewissen Amazonenpapageien kehre das faszinierende Grün mit dem prächtigen Kontrast der roten Zeichnung wieder.

Auch ich finde auf der Oberseite bei Spiritusexemplaren satte blaue und grüne Farbtöne vorherrschend und zwar spielen sie auf dem Kopf mehr ins Bräunliche, während der Rumpf reiner blau, der Schwanz mehr blaugrün erscheint. Bei manchen Exemplaren heben sich gelbweiße, etwas dunkler umsäumte Flecken von diesem Grunde ab. Stücke eines in Formol konservierten Tieres zeigen nicht das lebhafte Blaugrün, sondern einen schmutzigen blaßroten Ton. Bei einigen schon sehr lange in Alkohol aufbewahrten Exemplaren (Material des Senckenbergischen Museums) war die Farbe ein intensives gelblichgrün bis grasgrün vor allem auf der Oberseite des Schwanzes. Die Farbe des Bauches ist gelblichweiß, bisweilen mit ganz schwach rötlichem Schimmer. Auf der Unterseite des Kopfes zeigen sich matte, bläulichrote Flecken oder Streifen; die Unterseite des Schwanzes ist nicht gelblich wie die Bauchseite, sondern von mattgrünlicher Farbe mit rötlichem Anflug.

Phelsuma dubium, von dem ich keine Schnittpräparate herstellte, sei hier übergangen.

Phelsuma laticauda ist nach Boulenger (1885) oberseits grün: Kopf mit zwei oder drei ziemlich undeutlichen gekreuzten Streifen. Vorderkopf mit \/-förmiger Zeichnung. Manchmal treten im hinteren Teil des Rückens rötliche Flecken auf. Ein schwärzliches Band, in den Weichen am dunkelsten, zieht vom Auge den Körper entlang. Gliedmaßen und Schwanz sind schwärzlich gesprenkelt, die Unterseite ist weißlich, die Kehle gewöhnlich grünlich, ohne Flecken.

Das mir vorliegende Exemplar von *Phels. laticauda* ist auf dem Rücken tief dunkelbraun, fast schwarz, auf der Oberseite des

Schwanzes heller. Die Unterseite erscheint bräunlichweiß. Grünliche oder rötliche Töne fehlen ganz.

Phelsuma lineatum weist nach BOULENGER die gleiche Farbe auf wie *Ph. laticauda* (s. o.!) . Das schwarze Seitenband ist nach unten konstant eingefaßt von einem andern, rein weißem Bande.

Die Oberseite dieser Form finde ich bläulich oder rötlich blau mit gelblich braunen, auf dem Schwanz mehr schwärzlichen Flecken. Der Kopf ist oberseits ausgesprochen grünlich. Vom Auge angefangen läuft ein wenig deutlicher dunkler Streifen, der nach unten von dem weißen Bande eingesäumt ist und hinter dem Ansatz der Vorderextremität und vor demjenigen der Hinterextremität zu einem dunklen Fleck anschwillt. Die Unterseite ist gelblichweiß mit ganz schwachem rötlichen Schimmer.

Aus dieser Übersicht geht hervor, daß die hauptsächlich vertretenen Farben grün, blau, rot, purpurn, weiß, gelblichweiß, braun und schwarz sind.

b. Melanophoren, Porphyrophoren, Guanophoren.

An der Erzeugung des Farbenkleides beteiligen sich drei verschiedene Zellformen, die Melanophoren, Porphyrophoren und Guanophoren, deren Vorkommen, Anordnung und Bau zunächst geschildert sei. Daß auch Lipochrome, in Fett gelöste Farbstoffe, in der Haut von *Phelsuma* vorkommen — bei andern Eidechsen sind sie bekannt —, ist überaus wahrscheinlich; aber weder Alkohol noch Formol läßt sie unverändert, und zu ihrer Untersuchung ist daher frisches Material nötig (s. S. 168). —

Zu einer ersten Orientierung über die in Rede stehenden Verhältnisse möge ein in Balsam eingeschlossenes Hautstück vom Rücken von *Phelsuma madagascariense* dienen, das die blaue Grundfarbe und einen Teil eines hellen Fleckens enthält. Betrachtet man ein solches Hautstück unter mäßiger Vergrößerung bei auffallendem Licht auf mattschwarzer Unterlage, so erscheint es ungefähr, wie Fig. 1, Taf. VIII, zeigt: auf dem dunklen Grund der intertuberkulären Furchen erheben sich die Hautelemente als blaue, mit feinen, dunkleren Pünktchen gleichsam überspritzte Gebilde; im Bereich des hellen Fleckens erscheinen sie weiß, mit bräunlich gelbem Anflug. Auch diese hellen Höckerschuppen besitzen eine Punktierung, aber in viel lichterem Blau als die dunklen. Bei durchfallendem Licht (Fig. 2, Taf. VIII) gewährt die gleiche Hautstelle ein ganz andres Bild: die blaue Farbe ist völlig verschwunden, die Furchen zwischen den Tuberkeln sind

hell geworden, dort wo sie am weitesten sind, von bräunlicher Pigmentierung durchzogen; die ehemals blauen Höcker bieten sich als braune, punktierte Massen dar, während die Tuberkel im Flecken hellbräunlich mit dunklerer centraler Pigmentierung erscheinen. Weitere Einzelheiten lassen sich an dem so behandelten Präparat nicht erkennen; denn alles wird verdeckt durch die Guanophoren (s. u.).

Zerstört man aber diese, was am besten durch Salzsäure geschieht — an einem der in Formol konservierten Exemplare von selbst eingetreten war (s. S. 168) —, so gewahrt man bei durchfallendem Licht ein farbenprächtiges Bild (Fig. 3, Taf. VIII). Jeder Tuberkel ist von einem Kranz braunschwarzer Pigmentzellen eingefaßt und umschließt eine centrale Gruppe größerer Zellen derselben Art; ebenfalls die Furchen zwischen den Höckern weisen Züge solcher Pigmentzellen auf. Mit KELLER (1895) bezeichne ich diese aus der Reptilienhaut wohlbekannten Chromatophoren als Melanophoren, gekennzeichnet durch den Besitz von bräunlichen, in dickeren Schichten schwarz aussehenden Melaninkörnchen. Die von dem Melanophorenrahmen umschlossene Fläche eines jeden Tuberkels ist überdies von feinen purpurfarbigen Fleckchen erfüllt, die sich auch vereinzelt in den Furchen zwischen den Höckern finden.

Auch diese erweisen sich bei stärkeren Vergrößerungen als zellige Gebilde; ich benenne sie »Porphyrophoren«. Möglicherweise sind es die gleichen Zellen, welche in den Lateralflecken des Chamaeleons vorkommen. POUCHET hat sie 1875 wohl hier zuerst sicher beobachtet (zitiert nach VAN RYNBERK 1906); ihre genaue Beschreibung verdanken wir KELLER (1895), auf dessen Angaben wir noch zurückgreifen werden. KELLER heißt diese Zellen »Erythrophoren«; da sie aber nach ihm einen »purpurroten Inhalt« besitzen und auch bei *Phelsuma* einen mehr blauen als roten Ton zeigen, möchte ich vorschlagen, diese Chromatophoren »Porphyrophoren« umzutaufen (ἡ πορφύρα die Purpurschnecke, Purpur [Farben zwischen blau und rot]); dieser Name kennzeichnet die Farbe besser als »Erythrophoren« (ἐρυθρός rot, rötlich) — Fig. 6, Taf. VIII gibt eine Höckerschuppe bei gleicher Vorbehandlung wie Abbildung 3 aber in stärkerer Vergrößerung wieder; hier treten die Porphyrophoren schon deutlich als einzelne verästelte Gebilde hervor, und man kann den Größenabstand zwischen ihnen und den centralen und randständigen Melanophoren ermessen. In den hellen Flecken des Rückens (in diesen Bereich fallende Schuppen sind in Fig. 3 nicht wiedergegeben) sind die Porphyrophoren spärlicher vertreten.

Noch deutlicher treten die Melanophoren hervor nach Entfernung der Porphyrophoren durch Salpetersäure oder Kalilauge (Fig. 4, Taf. IX); die Haut erscheint nunmehr gegenüber dem Ausgangszustand sehr gelichtet, ihr Muster wird einzig durch die braunschwarzen Chromatophoren hervorgebracht, die als Rahmen jede Höckerschuppe umfassen, in ihrem Inneren als centrale Gruppe größerer Zellen auftreten und ein feines in den Furchen verlaufendes Netz bilden.

Bei tiefer Einstellung des Objektivs auf ein so hergestelltes Präparat treten noch weitere Melanophoren zu tage. Da sie aber durch die darüber gelegenen stark verdeckt werden, empfiehlt es sich, ein solches Hautstück von unten her zu betrachten oder noch besser, die untere, die Chromatophoren enthaltende Hautlage vom Rest des Integuments zu trennen und gesondert zu untersuchen. Im letzten Falle erhält man Ansichten wie Fig. 5, Taf. VIII. Gewöhnlich sind die Melanophoren regellos durch die Fläche der Haut zerstreut; aber an einigen Stellen kann man doch bemerken, daß sie zu den darübergelegenen Tuberkeln insofern in Beziehung treten, als jeder Höckerschuppe eine stärkere Ansammlung derselben entspricht, die untereinander durch strahlenartige Züge verbunden sind. Wir bezeichnen diese Lage Melanophoren als untere im Gegensatz zu den in Fig. 4, Taf. IX, wiedergegebenen oberen.

Zur Feststellung der vertikalen Anordnung der vorstehend geschilderten Porphyrophoren, oberen und unteren Melanophoren in der Dicke der Haut müssen Schnitte zu Rate gezogen werden, wenn auch am Totalpräparat durch Benutzung der Mikrometerschraube manches erkannt werden kann. Sie entfallen alle auf die Cutis. Wie aus Fig. 44, Taf. XI (und ebenso aus den Fig. 34 u. 36, Taf. X) hervorgeht, liegen die Porphyrophoren (*P.*) in der subepidermoidalen Schicht (*Sep.*), nahe unter dem Epithel, das sie mit ihren Ausläufern fast erreichen. Die oberen Melanophoren (*M.o.*) dagegen finden sich an der äußeren Grenze des straffen Coriums (*K.o*). Nur selten entsenden die centralen Zellen ihre Ausläufer gegen das Epithel hin, während die kleineren, eine jede Höckerschuppe einsäumenden Zellen gewöhnlich mehr an das Epithel reichen. Die unteren Melanophoren (*M. u.*) endlich fassen die untere Grenze des straffen Coriums ein.

Hier sei nicht übergangen, daß außer den Melanophoren der Cutis auch sehr vereinzelte Chromatophoren in der Epidermis sich vorfinden, Zellen mit kleinem Körper und wenigen, schwach verästelten Ausläufern. Ihr Gehalt an Pigmentkörnchen ist gering. Bei ihrer Kleinheit und ihrem spärlichen Vorkommen sind sie für das

Farbenkleid ohne Bedeutung und wir werden sie weiterhin nicht mehr erwähnen[1].

Melanophoren.

Vom Bau der Melanophoren ist folgendes mitteilenswert. Die größeren Chromatophoren, welche die Mitte eines jeden Höckers einnehmen, durchkreuzen sich mit ihren Ausläufern, ohne aber miteinander zu verschmelzen. Diese oberen Melanophoren (Taf. IX, Fig. 18) sind parallel zur Oberfläche der Haut stark abgeplattet und entsenden die Mehrzahl ihrer Ausläufer in dieser Ebene. Die Äste gehen in mehreren dicken Büscheln vom Zellkörper ab, die sich weiter unter geringer Divergenz verschiedentlich gabeln. Das Melanophorenpigment erscheint in dünner Lage hellbraun, in dickerer dunkelbraun bis schwarz. Die Körnchen sind von ziemlich gleicher Größe, nicht kugelrund, sondern leicht unregelmäßig geformt, was vielleicht auf Rechnung der Konservierung zu setzen ist. Die Pigmentverteilung ist meist derart, daß die Ausläufer pigmenterfüllt, der Körper der Zelle pigmentleer ist. Indessen bekommt man auch andre Zustände zu Gesicht, so daß z. B. die Mitte sehr dunkel, die Ausläufer kurz und hellbraun erscheinen. Oft aber macht sich in der Mitte der Zelle eine mehr oder minder große centrale Aufhellung bemerkbar, die nach Analogie andrer Fälle als Ort der Attraktionssphäre aufzufassen ist. Auf Schnitten konnte ich nichts über Sphären- und Kernverhältnisse bei diesen Melanophoren erkennen.

Die unteren Melanophoren (Taf. IX, Fig. 19) haben eine viel hellere Farbe als die oberen, was mit ihrem geringeren Gehalt an Pigmentkörnchen zusammenhängt. Wie diese sind sie parallel zur Fläche der Haut stark abgeplattet. Die Pigmentkörnchen sind auch hier nicht vollkommen rund, von nur wenig variierender Größe und nehmen fast durchweg die unregelmäßig gekrümmten Ausläufer ein, so daß im centralen Teil der Zelle eine große helle Stelle besteht. In dieser Auflichtung hat etwas excentrisch der schwach färbbare, runde, nicht gelappte Kern seinen Platz. Von einer Sphäre war nichts zu beobachten; höchstens kann das Vorhandensein radiärer Bahnen von Pigmentkörnchen, die von der Mitte der Zelle zur Basis der Fortsätze ziehen, als ein Hinweis auf ihre Gegenwart betrachtet werden.

Porphyrophoren.

Weit besseren Einblick in den feineren Bau gestatten die Porphyrophoren. Keller (1895) fand beim Chamaeleon neben den be-

[1] Unter Umständen können durch die Strukturen des Oberhäutchens Farben entstehen; darüber soll in einer späteren Mitteilung berichtet werden.

kannten braunkörnigen Chromatophoren stellenweise noch andre von derselben Form, aber meist geringerer Größe mit purpurrotem Inhalt, seine Erythrophoren. Sie kommen hier nur an den Lateralflecken in größerer Zahl vor und, wie es schien, nicht einmal bei allen Individuen. Ihre Verzweigung war den Melanophoren ähnlich, deren Form an die PURKINJEschen Zellen des Kleinhirns erinnert. KELLER beobachtete Übergänge zwischen Melano- und Erythrophoren, Zellen, in denen außer braunen Pigmentkörnchen wenig Rot vorhanden ist, und solche, die stärker rot und mit spärlichen, braunen Körnchen bedacht sind. Das rote Pigment besteht nach diesem Autor aus Körnchen, ganz ähnlich denen der Melanophoren. Die Erythrophoren überstehen die Behandlung mit Salzsäure (zum Lösen der Guanophoren) ebenso gut wie die Melanophoren.

Ich habe schon anderswo einige Mitteilungen über die Porphyrophoren von *Phelsuma* gemacht (SCHMIDT 1911), die ich hier an den betreffenden Stellen einschalten werde.

Wie schon oben erwähnt, tritt die Farbe der Porphyrophoren an den meisten Stellen nur deutlich nach Entfernung der Guanophoren hervor; stark mit diesen untermengt, sehen sie bei durchfallendem Licht schwärzlich aus. Aber auch einfach aufgehellte Hautstücke lassen an den vereinzelten, in den Zwischenfurchen der Tuberkel zerstreuten Porphyrophoren erkennen, daß die Purpurfarbe nicht etwa einer Veränderung zuzuschreiben ist, die zum Entfernen der Guanophoren verwandte Chemikalien hervorgerufen haben: auch hier erscheinen sie rotblau. Daß überhaupt die Purpurfarbe die natürliche ist, kann daraus erschlossen werden, daß sie in gleicher Weise in Formol und Alkoholmaterial erhalten ist. Ferner könnte sie, wenn Kunstprodukt, doch wohl nur aus Melanin hervorgegangen sein, dann aber wäre nicht einzusehen, warum nicht alle Melanophoren die gleiche Veränderung unter den gleichen Konservierungsbedingungen durchgemacht hätten. Schließlich zeigen die Porphyrophoren eine solche Widerstandsfähigkeit gegenüber verschiedenen Reagenzien, daß nicht anzunehmen ist, die bei der Fixation verwandten Flüssigkeiten, Alkohol und Formol, könnten von nennenswertem Einfluß auf das Purpurpigment sein. Ich betrachte demnach die Purpurfarbe dieser Chromatophoren als im Leben vorhanden, was ja auch mit VOELTZKOWS und KREFFTS Schilderung der Färbung des lebenden Tieres (rote Flecken!) in Einklang zu bringen ist. — Im Mittel erscheint die Farbe der Porphyrophoren rotblau, in dünneren Schichten gesehen geht sie mehr ins Rote, in dickeren dagegen mehr ins Violette hinein, das sich an umfang-

reichen Zellen zu einem prachtvoll dunklen Violett steigert (Fig. 20, 21, 22, Taf. IX).

Untersucht man die Zellen mit starken Vergrößerungen, so ergibt sich, daß die Farbe an Körnchen gebunden ist, deren Größe bedeutenden Schwankungen unterliegt (s. Fig. 21, Taf. IX): vereinzelt finden sich solche, die einen Durchmesser von 2,5 μ aufweisen, eine enorme Ausdehnung, wenn man bedenkt, daß der Durchmesser des Zellleibes (ohne Ausläufer) etwa 15—20 μ beträgt. Allerdings halte ich nicht für ausgeschlossen, daß es sich um Verklumpungsgebilde kleinerer Körnchen handelt. Für gewöhnlich sind die Körnchen viel kleiner, als diejenigen der Melanophoren, nicht genau kugelig, sondern unregelmäßig geformt. Im Inneren der Zelle lassen die Körnchen oft eine helle Stelle frei (Fig. 21, Taf. IX), die uns später noch beschäftigen soll.

Schon KELLER hatte der Ansicht Raum gegeben, das Pigment der Porphyrophoren sei dem Melanin verwandt. Eine Reihe von Löslichkeitsproben, die ich machte, bestätigen diese Meinung vollkommen. Sie wurden derart angestellt, daß kleine Hautstücke in die betreffenden Reagenzien übertragen und darin gewöhnlich 12 Stunden belassen wurden. Während dieser Zeit wurden sie unter dem Mikroskop mehrfach geprüft und nach ihrem Ablauf zu Balsampräparaten verarbeitet.

Ich habe die so erhaltenen Ergebnisse in Form einer Tabelle zusammengestellt (S. 183). In dieser ist auch schon das Verhalten der später zu besprechenden Guanophoren aufgenommen.

Obwohl die gute Erhaltung der Purpurfarbe in Alkoholmaterial gegen ihre Lipochromnatur sprach, habe ich doch das Pigment der Porphyrophoren auf seine Löslichkeit in Alkohol und zwar beim Erwärmen in absolutem Alkohol (Nr. 7 der Tabelle), weiterhin auf sein Verhalten gegenüber Äther (Nr. 8) und Chloroform (Nr. 9) geprüft. Das Resultat war durchaus negativ; Alkohol, Äther, Chloroform vermögen nicht den Purpurfarbstoff aufzulösen oder auszuziehen und damit ist die Möglichkeit, es handle sich um Lipochrom, ausgeschlossen.

Dagegen zeigt die Tabelle, daß die Porphyrophoren gegenüber Salzsäure (Nr. 2), Schwefelsäure (Nr. 3) und Chlor (Nr. 1) sich ebenso verhalten wie die Melanophoren: Chlor bleicht sowohl Melanophoren wie Porphyrophoren, während diese beiden Chromatophorenarten gegen Salzsäure und Schwefelsäure eine erstaunliche Widerstandskraft besitzen (die Säuren wurden angewandt mit dem gleichen Volum dest. Wassers verdünnt). Bei Salpetersäurebehandlung dagegen (Nr. 4) zeigen Melanophoren und Porphyrophoren etwas verschiedene Reaktion: innerhalb 12 Stunden blieben die Melanophoren

in der Kälte in 1 Volum Salpetertäure + 1 Volum dest. Wasser unverändert; die Porphyrophoren dagegen verfärbten sich zunächst in Rotgelb und wurden dann durch Ausziehen des Farbstoffes ganz unsichtbar. Beim Erwärmen dagegen verschwanden auch die Melanophoren. Die verschiedene Einwirkung der Salpetersäure auf Melanophoren und Porphyrophoren ist daher mehr graduell als wesentlich. Gegenüber Alkalien, Kalilauge (Nr. 5) und Ammoniak (Nr. 6), weisen Melanophoren und Porphyrophoren ein abweichendes Verhalten auf. Die Melanophoren bleiben in verdünnter Kalilauge und Ammoniakwasser unverändert; die Porphyrophoren aber werden durch Kalilauge zunächst in Rot verfärbt, um dann ganz zu verschwinden; weniger einschneidend ist die Wirkung von Ammoniak, das nur eine Verfärbung in Orange erzielt. Während Wasserstoffsuperoxyd nach mehrtägiger Einwirkung die Melanophoren hellbräunlich bleicht, bleiben die Porphyrophoren unverändert. In den angeführten Reaktionen verhält sich der Purpurfarbstoff dem Melanin ähnlich und dürfte damit auch ähnlicher chemischer Natur sein. Daß der Purpurfarbstoff nichts mit den Guanophorenfarben zu tun hat, geht, abgesehen von dem in der Tabelle ersichtlichen, ganz abweichenden chemischen Verhalten dieser Zellen auch aus ihrer morphologisch verschiedenen Natur hervor (s. u.).

Einen Übergang von Porphyrophoren in Melanophoren, wie

Verhalten gegen	1 Cl	2 HCl	3 SO_4H_2	4 NO_3H	5 KOH	6 NH_4OH	7 C_2H_5OH	8 $(C_2H_5)_2O$	9 $CHCl_3$
Melanophoren	Farbe gebleicht	unverändert	unverändert	unverändert	unverändert	unverändert	unverändert	unverändert	unverändert
Porphyrophoren	Farbe gebleicht	unverändert	unverändert	Verfärbung in Rot, dann Verschwinden der Farbe	Verfärbung in Rot, dann Verschwinden der Farbe	Verfärbung in Orange	unverändert	unverändert	unverändert
Guanophoren	—	Inhalt gelöst	Inhalt gelöst	Inhalt gelöst	Inhalt gelöst	Inhalt gelöst	unverändert	unverändert	unverändert

Keller bei *Chamaeleo* ihn schildert (s. o.) habe ich bei *Phelsuma* nicht feststellen können; ich habe in einer Zelle immer nur rote oder nur braune Pigmentkörnchen gefunden. Daß aber die Porphyrophoren den Melanophoren gleichwertig sind, geht daraus hervor, daß bei *Phelsuma laticauda* die Zellen mit purpurnen Pigmentkörnchen durch solche mit hellbräunlichen ersetzt sind; wir kommen später (s. S. 205) nochmals auf diese Tatsache zurück. Auch sah ich bei *Phelsuma madagascariense* vereinzelte Zellen, die nach Größe, Verzweigungsart und Lage den Porphyrophoren gleichwertig erschienen, aber von hellbräunlicher Farbe waren.

Nachdem wir nunmehr die Porphyrophoren als Abart der Melanophoren sicher gestellt haben, gehen wir zur Betrachtung ihres Baues über. Der kugelige oder ellipsoidale Zellleib (*P*, Fig. 36, Taf. X) entsendet nur nach einer Seite, gegen das Epithel hin, Ausläufer in beschränkter Zahl. Diese sind von ziemlich gleichbleibender Dicke und ziehen senkrecht oder zunächst seitlich ausladend, dann in die Höhe steigend gegen die Epidermis. Betrachtet man die Zellen im Flächenbild (Fig. 20, 21, Taf. IX), so erscheinen die Ausläufer im Vergleich zum Schnittbild durch die Verkürzung in der Aufsicht kleiner. Noch mehr als am Totalpräparat macht sich an Schnitten (*P*, Fig. 36, Taf. X und Fig. 23 u. 24, Taf. IX) die auffällig geringe Zahl der Pigmentkörnchen gegenüber den Melanophoren geltend. Wenn daher manchmal schon die Ausläufer schwer zu verfolgen sind, so zeigt der centrale Teil der Zelle oft eine solche Leere von Pigmentkörnchen, daß man sich des Zusammenhanges dieses durchscheinenden Zellleibes mit den pigmentierten Fortsätzen vergewissern muß, um in diesen hellen Blasen (Fig. 23*b*, Taf. IX) überhaupt Porphyrophoren zu erkennen: manchmal sind nur ganz vereinzelte Pigmentkörnchen im centralen Teil der Zelle zurückgeblieben. Diese Pigmentarmut, verbunden mit der oft vorhandenen Anhäufung der Körnchen in den Ausläufern, gewährt eine Einsicht in die Struktur des centralen Teiles der Porphyrophoren, in die Kern- und Sphärenverhältnisse, die bei den Melanophoren durch das massenhafte, dunkle Pigment dem Auge des Beobachters entzogen bleiben oder nur durch Bleichen des Pigments kenntlich werden. Das Verhalten der Porphyrophoren von *Phelsuma lineatum* wird schon an dieser Stelle mit berücksichtigt.

Das Cytoplasma der Porphyrophoren erscheint außerordentlich hell, durchsichtig, ungekörnt und nimmt keine Farbstoffe an. (Taf. IX, Fig. 23 *Phels. mad.*; Fig. 24, *Phels. lineatum*). Daraus darf man wohl den Schluß ziehen, daß es im Leben dünnflüssig und leicht beweglich ist. Der Kern liegt gewöhnlich dem Boden der Zelle an-

genähert. Bei *Phels. lineatum* (Fig. 24a, b) ist er im Schnitt länglich; der Vergleich verschiedener optischer Ebenen belehrt aber, daß er räumlich nicht etwa spindel-, sondern scheibenförmig ist. In den mehr kugeligen, stärker gewölbten Porphyrophoren von *Phelsuma madagascariense* (Fig. 23b) schmiegt sich der Kern der Rundung an und bietet sich auf dem Schnitt oft in Sichelform dar, was räumlich einem napfartigen Gebilde entspricht. Indessen finden sich auch Kerne, die auf der oberen, dem Epithel zugekehrten Seite nicht so stark eingedellt sind. Eisenhämatoxylinfärbung bringt an den Kernen eine deutliche Membran zum Vorschein; das Kerninnere dagegen färbt sich größtenteils schwach, indem gewöhnlich nur der kleine kugelige Nucleolus (Fig. 23*a*, 24*b*), selten (Fig. 23b) kleine Chromatinkörnchen zum Vorschein kommen. Oft sind die Kerne stark gefaltet und gelappt, Zustände, die im Extrem zu einer Durchschnürung des Kernes und damit zu zweikernigen Zellen führen, die ich in größerer Zahl beobachtete (SCHMIDT 1911).

Außer dem Kern macht sich in den Porphyrophoren die »Attraktionssphäre« bemerkbar. Bekanntlich wurde sie zuerst von SOLGER (1889) in den Melanophoren des Hechtes als helle, centrale Stelle entdeckt; ZIMMERMANNN (1893) untersuchte sie genauer in den Chromatophoren verschiedener Knochenfische. Bei Eidechsen ist sie nur von KELLER (1895) bei *Chamaeleon* und *Calotes*, von mir (SCHMIDT 1911) bei *Geckolepis* nachgewiesen. In der Mitte des Körpers der großen Melanophoren des Chamaeleons, gegenüber der Aushöhlung des Kernes, sah KELLER oft eine kleine pigmentfreie Stelle. Schnitte eines wochenlang mit Eau de Javelle vorbehandelten Hautstückes, nach BIONDI-HEIDENHAIN mit saurer Nachbehandlung (DRÜNERsche Modifikation) gefärbt, zeigten eine dunklere Stelle mit einem stärker lichtbrechenden und stärker färbbaren Korn in der Mitte. KELLER läßt unentschieden, ob dieses Korn bei seiner beträchtlichen Ausdehnung dem Centrosom entspricht. An einigen Schnitten waren radienartig verlaufende Fasern um das Korn zu beobachten. Außerdem ließ sich bisweilen — bei unvollständiger Bleichung des schwarzen Pigmentes — eine strahlige Anordnung der Körnchen mit Convergenz auf die Mitte der Attraktionssphäre nachweisen. In den Ausläufern der Zelle fanden sich die Körnchen zu mehr oder weniger parallelen Zügen gereiht. Die Ausläufer selbst zeigen nach KELLER eine feine Längsstreifung, wenn sie von Pigment entleert sind. Ich konnte die Sphäre bei *Geckolepis* (SCHMIDT 1911) in den platten sonnenförmigen Melanophoren der subepidermoidalen Schicht im Totalpräparat

als hellen centralen Punkt nachweisen, der oft dadurch besonders kenntlich wird, daß er von einem dichten Pigmentring umgeben ist. Außer dieser circulären Anordnung des Pigments besteht eine radiäre, indem in manchen Zellen Stränge dichter angeordneter Pigmentkörnchen von der Sphäre zur Basis der Ausläufer sich verfolgen lassen: die Bahnen, auf denen das Pigment wandert. Auch an den Melanophoren des straffen Coriums von *Geckolepis* waren die Sphären in ähnlicher Weise kenntlich.

Am geeignetsten für die Untersuchung der »Attraktionssphäre« erwiesen sich die Porphyrophoren von *Phelsuma madagascariense* (Fig. 23a, b, Taf. IX) schon deshalb, weil sie größer sind als diejenigen von *Phels. lineatum.* Die »Attraktionssphäre« liegt nicht ganz in der Mitte des Zellkörpers, sondern mehr seiner oberen, dem Epithel zugekehrten Seite genähert. Sie stellt ein kugeliges oder ellipsoidales Gebilde dar, dessen Durchmesser 5 μ erreichen kann. Die Abgrenzung dieser Kugel gegen die Umgebung ist verschieden scharf; bald erscheint die Kugel wie von einer feinen Membran umschlossen mit ganz glattrandigem Kontur (Fig. 23b), bald dagegen ist ihre Umrandung weniger ausgeprägt und sie hebt sich nur durch ihre Färbung von dem benachbarten Cytoplasma ab. Der Inhalt der Kugel erscheint vollkommen homogen und färbt sich nur wenig mit Eisenhämatoxylin. Vergleichen wir diese Kugel mit dem, was sonst an cellulären Centren bekannt ist, so müssen wir ihm einen Platz in der Nähe jener großen Sphären anweisen, die an den Polen der Furchungsspindel zahlreicher Eier beschrieben sind. Die Attraktionssphäre hat unzweifelhaft den Wert eines Boverischen Centrosomas, das nach Heidenhain (1907), dessen Auffassung ich mich anschließe, als eine vom Centriol abhängige Differenzierung des Cytoplasmas, eine periplastische Zone erster Ordnung zu betrachten ist. An einigen Zellen habe ich das Centriol selbst nach Eisenhämatoxylinfärbung als dunkles winziges Körnchen mitten in dem Centrosoma beobachten können. Die Sicherheit dieser Beobachtung leidet sehr darunter, daß auch Pigmentkörnchen in das Centrum einzudringen vermögen. Da nämlich die Größe von Centriolen und Pigmentkörnchen ziemlich übereinstimmt und vor allem auch die Pigmentkörnchen das Eisenhämatoxylin speichern und daher nicht in ihrer natürlichen Purpurfarbe, sondern wie das Centriol schwärzlich erscheinen, so war ich in vielen Fällen ungewiß, ob das Centriol oder ein Pigmentgranulum vorlag. Es bleiben aber nach Abzug dieser unsicheren Fälle noch eine Anzahl andrer, bei denen ein berechtigter Zweifel an der Centriolnatur des beobachteten Gebildes

nicht bestehen kann. Diese Zellen sind nämlich in ihrem centralen Teil so außerordentlich leer an Pigment, daß es unglaublich erscheint, daß immer zufällig ein einziges Pigmentkörnchen inmitten der Sphäre zurückbleiben sollte. Dazu kommt noch, daß ich mit größerer Sicherheit die Centriolen bei *Phels. lineatum* feststellen konnte (s. u.). Außer dem Centrosom (= Attraktionssphäre) lassen sich im weiteren Umkreis des Centriols noch Andeutungen periplastischer Zonen zweiter Ordnung erkennen. So sieht man in Fig. 23*a* (Taf. IX) einen schmalen dunklen Gürtel das Centrosom umschließen; in Fig. 23*b* ist ein viel ausgedehnterer, aber weniger stark gefärbter und nach außen undeutlicher abgesetzter Hof vorhanden. Von der Oberfläche des Centrosoms aus, reicht in den Zellleib, die letztgenannten Zonen durchsetzend, eine feine radiäre Protoplasmastrahlung; in die Ausläufer hinein habe ich sie nicht verfolgen können. Ich halte diese Strahlung für homolog den auch sonst in Abhängigkeit vom Centriol auftretenden radiären Differenzierungen des Cytoplasmas und sehe darin nicht ein System von Skelettstäben in der Anschauung von Franz (vgl. hierüber Schmidt 1911). Eine durch diese Strahlung bestimmte radiäre Anordnung der Pigmentkörnchen habe ich nur selten und auch dann nur wenig ausgesprochen zu Gesicht bekommen. Hingegen fand ich verschiedentlich eine circuläre Anhäufung der Pigmentkörnchen (Schmidt 1911, Fig. 29, Taf. IX) um das Centrosom.

Etwas anders gestalten sich die Verhältnisse bei *Phelsuma lineatum* (Fig. 24*a—d*, Taf. IX). Hier ist es mir nie gelungen, das Centrosom mit der Deutlichkeit zu beobachten wie im vorstehenden geschildert ist; höchstens war eine stärker färbbare, aber nach außen schlecht abgesetzte, dichtere centrale Cytoplasmaansammlung sichtbar (Fig. 24*d*). Dagegen trat das hier auffällig große Centriol in zahlreichen Zellen deutlich hervor. Sein bedeutender Umfang gegenüber dem von *Phels. madagascariense* ist vielleicht darauf zurückzuführen, daß die Differenzierung der Färbung nicht so weit getrieben war wie dort. Das Centriol liegt als ein dunkel gefärbtes Korn annähernd in der Mitte der Zelle und erscheint von einem kleinen hellen Hof (Beugungshof) umschlossen. Hier ist eine Verwechslung mit Pigmentkörnchen wohl ausgeschlossen: Das gesamte Pigment dieser Zellen ist nämlich in der Peripherie des Zellleibes angeordnet, gleichsam als wenn es nach allen Seiten vom Centriol abgestoßen wäre. Die Bilder, welche Fig. 24 (Taf. IX) wiedergibt, kommen nun dadurch zustande, daß die Porphyrophore seitlich angeschnitten ist und dadurch einen Einblick in den inneren, körnchenfreien Raum gestattet, der das Centriol umschließt. Das Lagerver-

hältnis des kleinen Körperchens ist so charakteristisch und oft wiederkehrend, daß seine Natur als Centriol nicht zu verkennen ist.

Guanophoren.

Unter dem Namen Guanophoren fasse ich die verschieden benannten Zellarten zusammen (Leucophoren; Ochrophoren; Iridocyten; weißes, irisierendes und nicht irisierendes Pigment, cromatofori gialloverdi) die durch den Besitz von Guaninkalk ausgezeichnet sind. Die Einführung dieser neuen Sammelbezeichnung möge sich durch folgendes rechtfertigen. Iridocyten (Pouchet) bezeichnet nur die irisierenden Zellen; es gibt aber Guanophoren, die nicht in Spectralfarben erscheinen, sondern (bei durchfallendem und auffallendem Licht) in einem schmutzigen Braunweiß; demnach ist dieses Terminus zu eng. Das gleiche gilt für Kellers Ausdrücke Leucophoren und Ochrophoren. Sie mögen speziell für das Chamaeleon, bei dem sie geschaffen wurden, ausreichen; allgemein aber trifft dies nicht zu, da außer den im durchfallenden Licht gelb erscheinenden Guanophoren (= Ochrophoren) andre, rote, grüne und blaue vorkommen, denen dieser Name nicht angepaßt ist. Ferner liegt in der Bildung der Termini Leucophoren und Ochrophoren insofern eine gewisse Inkonsequenz, als die Benennung der Leucophoren von ihrer Farbe bei auffallendem, die der Ochrophoren von ihrer Farbe bei durchfallendem Licht hergenommen ist. Zudem stehen sich Leucophoren und Ochrophoren in bezug auf ihren Inhalt chemisch nahe. Leydigs Bezeichnung eines weißen Pigments ist deshalb zu verwerfen, weil die gefärbten Massen kein eigentliches Pigment sind. Aus all diesen Gründen schien mir eine alle Varianten der in Rede stehenden Zellen umfassende Bezeichnung wünschenswert. Zur Einführung in das Studium der Guanophoren mögen einige historische Angaben dienen.

Verschiedentlich hat sich Leydig mit den uns interessierenden Gebilden abgegeben; ich folge hier seinen zusammenfassenden Darstellungen von 1876 und 1888. Leydig unterscheidet in der Haut der Amphibien und Reptilien ein schwarzes Pigment, als Melanophoren können wir es heute kurz charakterisieren, ein gelbliches Pigment von fettiger Natur, also einen Lipochromfarbstoff, und einen von diesen wesentlich verschiedenes weißes Pigment. Dieses letzte besteht nach unserem Autor aus Körnchen, die nicht irisieren und in Netzform ausgebreitet sind. Was seine chemische Natur betrifft, so glaubt Leydig, daß es mit einer vierten Pigmentart, dem metallisch glänzenden oder irisierenden Pigment verwandt sei. Das iri-

sierende Pigment erscheint (bei Larven von *Bombinator*) unter stärkeren Vergrößerungen als Körnchen, die mitunter kristallinische Zuschärfung zeigen. Da nun diese Körnchen bei Fischen zu irisierenden Plättchen oder Flitterchen fortgebildet erscheinen, die BARRESWIL als Guanin erkannte, vermutete LEYDIG, daß auch das weiße Pigment aus einer Ablagerung harnsaurer Verbindungen bestehe. Diese Anschauung bestätigten später KRUKENBERGS chemische Untersuchungen: das weiße Pigment enthält Guanin. Bei den heimischen Schlangen ist da und dort das in Rede stehende Pigment nicht eigentlich körnig, sondern nimmt sich wie eine flüssig gewesene und jetzt erstarrte Masse aus. An Larven von *Bombinator* überzeugte sich LEYDIG, daß auch jene Zellkörper, welche die harnsauren Verbindungen enthalten, die Gestalt verändern, indem sie von der strahligen in die runde Form übergehen können. Die metallisch glänzenden Farben sollen so zustande kommen, daß die Plättchen auf ihrer Oberfläche eine feine Riefelung erkennen lassen, wodurch bei gewissem Lichteinfall (Interferenz des Lichtes) ein Irisieren entsteht, so daß schon an einem einzelnen Plättchen oder Flitterchen die Regenbogenfarben auftreten.

Am besten sind wohl die Guanophoren des Chamaeleons untersucht. Schon MILNE EDWARDS, dem wir die ersten genaueren histologischen Mitteilungen über das Integument dieses Tieres verdanken, hat sie gesehen und als Pigment superficiel, blanc, grisâtre, jaunâtre bezeichnet (zitiert nach BRÜCKE 1852, S. [197]). Nach BRÜCKE (1852) hat dieses Pigment seine dichtesten Massen in den oberen Teilen der Cutis. Obwohl es scheinbar frei zwischen den anderweitigen Gewebsteilen liegt, schien es doch ursprünglich in Zellen abgelagert zu werden. Das Pigment ist feinkörnig, in Kali löslich und der größten Masse nach weiß (bei auffallendem Licht), nur der obere der Epidermis zunächst liegende Teil häufig gelb, und zwar kann sich die Intensität vom blassen Gelbweiß bis zum Hochorange steigern. POUCHET [1875, dessen Befunde ich nach VAN RYNBERK (1906) wiedergebe] unterscheidet bei *Chamaeleo* einerseits »gros grains cérulescents = iridocytes«, über deren zellige Natur er nicht sicher ist, die als gelbe, auf resorbierendem Grund blaue Körner zwischen den unmittelbar unter der Epidermis gelegenen gelben Lipochromzellen sich vorfinden, und anderseits eine darunter gelegene opake Schicht äußerst kleine Partikelchen enthaltender Zellen, den Lichtschirm (écran). Die Partikelchen gleichen kleinen Silberplättchen, weshalb POUCHET sie auch einen »weißen Staub« nennt. Die letzte und eingehendste Darstellung dieser Gebilde beim Chamaeleon gibt KELLER (1895). Auch nach ihm

lassen sich zwei Sorten von Guanophoren unterscheiden, die äußeren gelben und die inneren weißen. Das Pigment der inneren Schicht setzt sich zusammen aus kleinen, dicht gedrängten, rundlich begrenzten, farblosen, stark lichtbrechenden Körnchen, die bei auffallendem Licht durch diffuse Reflexion einen weißen Eindruck hervorbringen. Bei durchfallendem Licht erscheinen irgendwie dichtere Schichten opak, daher POUCHETS Name »écran« für diese Lage. Die Körnchen sind in Säuren unter Gasbildung löslich, leisten aber auch Alkalien nicht Widerstand. Die naheliegende Vermutung, daß sie aus Guaninkalk bestehen möchten, gleich den irisierenden Plättchen der Fische (KÜHNE) bestätigte sich: die Reaktion, der Murexidprobe ähnlich, führte zu einer hochroten Farbe, die beim Eindampfen in Purpur umschlug. Dort, wo das Pigment am mächtigsten entwickelt ist, läßt sich erkennen, daß es rundlichen, mit großen Kernen versehenen Zellen angehört, die in den weiten Maschen der aufsteigenden Bindegewebsfasern dicht beieinander liegen. In der Tiefe der Haut, wo sie versprengt vorkommen, müssen sie sich mit dem Raum begnügen, den mechanisch widerstandsfähigere Elemente ihnen überlassen und nehmen alle möglichen Figuren an. KELLER heißt diese Zellen Leucophoren. Über der Leucophorenzone befinden sich größere rundliche Kerne, zu denen senkrecht gestellte Zellkörper gehören, die zu mehreren gelbe Schollen enthalten, die »Ochrophoren«. Die unteren dieser Schollen sind rundlich begrenzt, die äußersten reichen mit spitz zulaufenden Enden gegen die Epidermis-Cutisgrenze; sie entsprechen POUCHETS Iridocyten. Bei starker Vergrößerung lassen diese Schollen eine feine Granulierung erkennen; ihre Farbe ist bei auffallendem Licht blauweiß, bei durchfallendem bräunlichgelb. Der Inhalt dieser Zellen weicht noch eher der Salzsäure als derjenige der Leucophoren; ihr chemisches Verhalten ist das gleiche. Die verschmälerten Enden der äußeren Schollen gingen in gelbe Körnchen über; in ganz gleiche Körnchen wandeln sich die gewöhnlichen weißen der Leucophoren um, wo sie oberflächlich liegen. So gelangt denn KELLER zur Ansicht, daß der schollige Inhalt der Ochrophoren in mehr als einer Hinsicht dem der Leucophoren verwandt ist.

Schließlich mögen hier noch einige Angaben R. BLANCHARDS (1880) über die Guanophoren von *Lacerta ocellata* Platz finden, wobei aber hervorgehoben sei, daß damit nicht alle diesbezüglichen Mitteilungen der Literatur erschöpft sind. Die »Iridocyten« sind platte, verästelte Zellen, deren Kern beim Erwachsenen oft fehlt, vielleicht auch wegen seiner Kleinheit (3—4 μ) übersehen wird. Wo er vorhanden ist,

färbt er sich stark, ist rund, sehr lichtbrechend und besitzt einen kleinen Nucleolus. Am besten lassen sich die Iridocyten untersuchen an einem Hautstück, das mehrere Stunden lang mit 20% Ameisensäure behandelt wurde. Hier erscheinen sie als große, platte, verästelte Zellen, die oft genug mit ihren Ausläufern verschmelzen und von blauen, grünen, gelben usw. Flitterchen erfüllt sind. Diese Flitterchen wechseln die Farbe, je nachdem sie mehr oder weniger stark oder direkt beleuchtet sind und je nach der Höhe der angewandten Vergrößerungen. An einem mit Alkohol behandelten Präparat verlieren die Iridocyten ihre schillernden Farben und nehmen einen olivbraunen einförmigen Ton an. Die Flächenausdehnung der Zellen beträgt im Mittel 30—40 μ. Auf einem Schnitt erscheinen die Iridocyten als rundliche Körner, die oft sehr in der Fläche der Haut verlängert sind. Sie berühren einander nicht unmittelbar, sondern man beobachtet zwischen ihren verschiedenen Lagen eine amorphe Masse. Die Dicke der Zellen ist im Durchschnitt 4 μ. Ein nach POUCHET mit Alkohol behandelter, bei auffallendem Licht untersuchter Schnitt zeigt die Guanophoren in mattem Silberweiß auf schwarzem Grund. Bei gleicher Versuchsanordnung zeigt ein mit 20% Ameisensäure unvollständig mazerierter Rückenhöcker in Glyzerin die lebhaftesten Farben. BLANCHARD führt diesen Unterschied darauf zurück, daß die in Alkohol löslichen Farbstoffe der Iridocyten im ersten Falle ausgesogen, im zweiten dagegen unverändert geblieben seien. Die Hauptmasse der Iridocyten findet sich unter dem Epithel, außerdem aber kommen in der Tiefe der Haut »erratische« Iridocyten vor, bisweilen in großer Menge; sie unterscheiden sich von den oberflächlichen dadurch, daß sie mehr oder weniger zahlreiche Fortsätze entsenden, die sich nach allen Richtungen der Haut ausdehnen. [Die obere Schicht der Iridocyten entspricht wenigstens in ihrem unteren Teil POUCHETS »écran«; BLANCHARD, der sich in der Namengebung POUCHET anschließen will, bezeichnet dagegen sonderbarerweise die Lage der schwarzen Chromatophoren als »écran«].

Über die Guanophoren der Geckoniden liegen keine genaueren Mitteilungen vor; ihr Vorhandensein erwähnt LEYDIG (s. Literatur S. 146) bei *Tarentola*. —

Phelsuma madagascariense erweist sich infolge der beträchtlichen Dicke der Haut und ihres Reichtums an Melano- und Porphyrophoren, schließlich auch wegen der mächtigen Entwicklung der guaninhaltigen Zellen selbst als nicht geeignet, die Guanophoren am Totalpräparat zu untersuchen; ist es doch nicht möglich, die beiden erstgenannten Farbzellen zu zerstören, ohne die Guanophoren zu vernichten. Wir

wenden uns vielmehr, um einen guten Einblick in diese Verhältnisse zu gewinnen, zu einem Hautstück der Schwanzbasis von *Phelsuma lineatum*, bei dem die erwähnten Übelstände fehlen. Das in Fig. 12 (Taf. VIII) wiedergegebene Hautstück reicht vom Rücken seitlich, so daß die linke Seite der Zeichnung der Dorsal- die rechte der Lateralfläche des Schwanzes angehört. In Formol konserviert und ohne besondere Vorbehandlung in der üblichen Weise in Balsam übergeführt, zeigt das Hautstück bei auffallendem Licht, auf schwarzem Grund unter mäßiger Vergrößerung folgende Färbung. Die Mehrzahl der Schuppen erscheint dorsal prachtvoll blaugrün (wie Fig. 11, Taf. VIII) mit dunkleren blauroten Punkten, eine kleinere Anzahl dagegen gelblichweiß; diese letzten sind ausgezeichnet durch den Besitz von Melanophoren. Nach den Seiten des Schwanzes zu wird die blaue Farbe matter und geht allmählich in ein gelbliches Weiß über, gleich dem der vereinzelten dorsalen Schuppen.

Bei durchfallendem Licht ändert sich das Bild wesentlich (Fig. 12, Taf. VIII): Die blaugrüne Farbe ist verschwunden. Im dorsalen Abschnitt treten die zerstreuten Melanophoren als schwärzliche Pünktchen zutage; sie entsprechen den »oberen Melanophoren«, die wir in der Rückenhaut von *Phelsuma madagascariense* kennen lernten, nehmen aber gewöhnlich nur den Rand der Schuppe ein. Die centrale Gruppe fehlt meist; dort wo sie vorhanden ist, unterscheiden sich ihre Zellen nicht von den peripheren durch die Größe. Die geringen Räume zwischen den Schuppen und in verschieden hohem Grade die Schuppen selbst erscheinen nun vollkommen durchsichtig. Was nicht durchsichtig ist, wird von den Guanophoren eingenommen, zwischen denen noch Porphyrophoren zerstreut sind. Die Guanophoren bieten sich als eine körnige Masse dar, deren Farbe auf dem Rücken bräunlichgelb ist, nach der Seite des Schwanzes zu (nach rechts in der Abbildung) zunächst an Intensität abnimmt und dann in ein weißliches Grau übergeht. Sie bilden in den dorsalen Schuppen eine Ansammlung, die distal dem Umriß der Schuppe folgt, proximal den Raum der Schuppe nicht ganz ausfüllt. Mehr lateral am Schwanz ist diese Masse in einzelnen Stücken über die Schuppenfläche zerstreut unter Bevorzugung des Hinterrandes; ganz seitlich tritt sie wieder reichlicher auf, nimmt aber auch hier nur den distalen Teil der Schuppe ein.

Untersuchen wir nach dieser allgemeinen Orientierung zunächst eine dorsale Schuppe bei stärkerer Vergrößerung (Fig. 13, Taf. VIII). Hier lassen sich die Guanophoren als Schollen von leicht eckigem Umriß erkennen, zwischen denen bald vereinzelt, bald in kleinen

Anhäufungen rötliche Pünktchen durchschimmern. Diese Pünktchen sind die Ausläufer von Porphyrophoren, die nach der Zerstörung der Guanophoren durch Behandlung eines solchen Hautstückes mit Salzsäure deutlich hervortreten (Fig. 14, Taf. VIII). Über die celluläre Natur der Guanophoren läßt sich hier kein Urteil gewinnen, weil die Schollen so dicht an- und übereinander gelagert sind, daß es nicht möglich ist, ihr Verhältnis zu Zellen festzustellen. Das gelingt aber bei Schuppen aus der Übergangszone zwischen Rücken und Seite, in denen die Guanophoren an Masse abnehmen und im mittleren Teil der Schuppe in kleinen Gruppen oder gar vereinzelt vorkommen (Fig. 15, Taf. VIII). Hier läßt sich zeigen, daß die Guanophoren stark verästelte Zellen sind (Fig. 27, Taf. IX). Die Äste übertreffen an Umfang den centralen Teil dieser Zelle, sind von unregelmäßiger Form, eckig konturiert, mannigfach hin- und hergewunden, ausgeschnitten und gelappt. Indem die Ausläufer der benachbarten Zellen sich in- und übereinanderschieben, entstehen solche Bilder, wie sie für schwächere Vergrößerungen oben geschildert sind (Fig. 13 u. 17, Taf. VIII). Die Ausläufer lassen zwischen sich Lücken frei, die dem Durchtritt der Äste der Porphyrophoren und des Bindegewebes dienen. Zellkerne sind am Totalpräparat nicht einmal als helle Stellen angedeutet zu erkennen. Sie kommen erst an solchen Schnittpräparaten (für Schnitte empfiehlt sich wegen der größeren Mächtigkeit der Lage mehr *Phelsuma madagascariense*) hervor, in denen der Inhalt der Guanophoren zerstört ist (*G*, Fig. 36, Taf. X); sie sind von mäßiger Größe, kugelig oder ellipsoidal und liegen gewöhnlich in dem der Epidermis abgewandten Teil der Zellen. Auch auf dem Schnitt ist es schwer, sich der zelligen Natur der Guanophoren zu vergewissern, da nun die Masse der Ausläufer nochmals durch das Schneiden zerstückelt ist. So treten auch hier rundlich oder mehr eckig konturierte Schollen in die Erscheinung, die nach der Entfernung des Inhaltes fast homogen sind und sich schwach gelb mit Pikrinsäure färben. In den größeren, tiefer gelegenen Schollen befinden sich die Kerne. Daher gewinnt man aus einem Vergleich der Aufsicht und des Schnittbildes die Vorstellung, daß die Guanophoren verästelte Zellen sind, deren tiefer gelegener Teil den Kern umschließt, während die Ausläufer nach den Seiten und nach oben hin sich ausdehnen, mit denjenigen der benachbarten Zellen sich durchflechten und so in der Aufsicht den Anblick der dichtgedrängten Schollen hervorrufen.

Wie die Porphyrophoren so liegen auch die Guanophoren vornehmlich in der subepidermoidalen Schicht und bilden eine gut abgegrenzte Zone, die sich vor allem an ungefärbten Schnitten bemerkbar

macht, in denen der Inhalt der Guanophoren erhalten blieb (*G*, Fig. 44 u. 45, Taf. XI). Die Schicht folgt nicht unmittelbar auf die Epidermis (*E*), sondern ist durch einen schmalen Streifen von ihr getrennt, der auch in Fig. 36, Taf. X, sichtbar ist (*x*) und dessen Bedeutung später erörtert werden soll (s. S. 218). Während die Guanophorenlage nach oben zu ziemlich geradlinig abschließt, ist sie nach unten vor allem durch die Anwesenheit der Bläschenzellen weniger regelmäßig begrenzt. Vereinzelt finden sich auch in den tieferen Hautschichten »erratische« Guanophoren (*G'*, Fig. 45, Taf. XI).

Die Inhaltsmasse der Guanophoren ist durch den ganzen Zellraum gleichmäßig verteilt; stärkere Ansammlungen an einer Stelle und lockerere Schichtung an einer andern kamen mir nie zu Gesicht. Das scheint durchaus gegen das Vorhandensein intracellulärer Strömungen zu sprechen (in betreff der Amphibien aber s. Leydig S. 189), im Gegensatz zu den Porphyro- und Melanophoren. Das Aussehen des Inhalts ist etwas verschieden: entweder macht er auch bei sehr starken Vergrößerungen einen fast homogenen Eindruck und bietet sich als eine Masse dar, die man nicht besser als mit Leydigs Worten beschreiben kann, »nicht eigentlich körnig, sondern wie flüssig gewesen und jetzt wieder erstarrt« (Fig. 25, 26, Taf. IX); oder aber der Inhalt zeigt sich in verschiedenem Grade körnig, angefangen von einer feinen eben kenntlichen Granulierung bis hinab zu deutlichen Körnern von starkem Lichtbrechungsvermögen (Fig. 27, 28, Taf. IX).

Die aus den Körnern zusammengesetzten Schollen zeigen bei durchfallendem Licht verschiedene Farben und zwar gelb, rot (gelbrot, orange, bordeauxrot), grün (seegrün) und selten auch blau. Diese Farben treten bei schwächeren Vergrößerungen besser hervor als bei starken; das wird durch die relativ große Dicke der Totalpräparate bedingt, die sich oft für die geringere Bildtiefe und Lichtstärke starker Objektive nicht verwenden lassen. Aber es finden sich immer einzelne Stellen, die auch der Beobachtung unter hohen Vergrößerungen zugänglich sind (siehe Fig. 25—30, Taf. IX) und das bei minderer Vergrößerung Gesehene nachzuprüfen und zu detaillieren gestatten. Apochromatobjektive erleichtern bei ihrer feineren Wiedergabe der Farben des Objektes die Untersuchung sehr. Schließlich ist noch auffallendes Licht vom Präparat fernzuhalten; es genügt hierfür, den Objekttisch mit der Hand zu beschatten; die Schollen sind nämlich, wie noch auseinandergesetzt werden soll, bei auffallendem Licht anders gefärbt; und daher muß, um die nachstehend geschilderten Verhältnisse zu erkennen, die Beleuchtung möglichst rein durchfallend sein.

Eine genauere Prüfung zeigt, daß die Farben an die Körnchen gebunden sind; dies läßt sich allerdings nur an den gröberen Körnchen (Fig. 30, Taf. IX) einwandfrei feststellen. Aber der Verallgemeinerung, daß es sich bei den feineren Körnchen ebenso verhält, dürfte wohl nichts im Wege stehen. Eine bestimmte Farbe ist nun nicht etwa auf einzelne Guanophoren oder einzelne Schollen beschränkt, sondern in einzelnen Schollen können verschiedene Farben nebeneinander vorkommen (s. Fig. 26, 29, 30). Ein einzelnes Körnchen dagegen scheint immer nur eine Farbe zu haben. Zwischen dem Grade der Körnung und der Farbe besteht ein Zusammenhang derart, daß, je feiner die Körnung einer Scholle ist, um so intensiver ihre Farbe ist. Mit zunehmender Grobkörnigkeit nehmen die Farben an Leuchtkraft ab und gehen durch ein gelbliches Grauweiß (Fig. 28, Taf. IX) in eine unscheinbare, mehr oder minder dunkle, bräunliche Färbung über (Fig. 15, Taf. VIII, Hinterrand der Schuppe). Ferner ist hier zu bemerken, daß ich die Farben blau und grün nur an den grobkörnigeren Guanophoren bemerkte, während an den feinkörnigen homogenen Schollen nur gelb und rot zur Beobachtung kamen.

Daß die Farben durch Alkohol irgendwie beeinflußt werden, habe ich nie feststellen können (gegen Blanchard, s. S. 191).

Sehen wir zunächst von den schmutzigen, weißbräunlichen Farben ab, so steht ein reines lebhaftes Gelb an Häufigkeit Rot, Grün und Blau weit voran; dann folgt Rot und zwar in den Tönungen nach gelb hin (gelbrot, orange; Fig. 26, Taf. IX). Seltener ist schon grün (seegrün) (Fig. 17, Taf. VIII, Fig. 29, Taf. IX) (nur auf der Bauchseite von *Phels. lineatum* beobachtet) und ganz vereinzelt habe ich kleine blaue Stellen in den Schollen einiger Schuppen des weißen (unterhalb des schwarzen gelegenen) Seitenstreifens am Körper gesehen (Fig. 30, Taf. IX).

Bei auffallendem Licht erscheinen die Schollen bzw. die Körnchen in ganz andern Farben. Die Prüfung bei auffallendem Licht geschah derart, daß bei durchfallendem Licht eine Stelle auf ihre Färbung hin ins Auge gefaßt und dann bei langsamer Umkehr der Beleuchtung durch Veränderung der Spiegelstellung ihr Verhalten beobachtet wurde. So gelingt es bei ausgedehnteren einheitlich gefärbten Stellen leicht, den im folgenden beschriebenen Farbenumschlag festzustellen. Kleinere Farbflitterchen machen der Beobachtung mehr Schwierigkeiten, weil die Anwendung stärkerer Objektive ausgeschlossen ist, da das dem Präparat nahestehende Objektiv auffallendem Licht nicht genügenden Zutritt gestattet. Wie vorhin das auffallende, so ist nunmehr das durchfallende Licht nach Möglichkeit auszuschließen.

Am schönsten treten die Farben hervor, wenn das Präparat sich auf einer matten schwarzen Unterlage befindet, die jede Beleuchtung von unten her unmöglich macht.

Bei der erwähnten Versuchsanordnung ergibt sich folgendes:

Bei durchfallendem Licht		bei auffallendem Licht
gelb		blau
rot	erscheint	grün
grün		rot
blau		(gelb?)

[Die Farbe der bei durchfallendem Licht blauen Schollen konnte bei ihrer geringen Ausdehnung für auffallende Beleuchtung nicht sicher erkannt werden.]

Ein Blick auf diese Tabelle zeigt, daß sich die Farben der Guanophoren bei durchfallender und auffallender Beleuchtung wie Komplementärfarben verhalten.

Diejenigen Guanophoren, die bei durchfallendem Licht keine lebhaften Farben zeigen, sondern in schmutzig bräunlichem Ton erscheinen, sind bei auffallendem Licht weißlich bis bräunlich.

Die Farben bei auffallendem Licht sind sehr lebhaft, wie die Fig. 11 Taf. VIII lehrt. Man vergleiche auch die Fig. 15 und 16 Taf. VIII, welche die gleiche Schuppe bei durchfallender und auffallender Beleuchtung zeigen; hier sieht man, wie die gelblichen Gnanophoren beim Wechsel der Beleuchtung bläulich geworden sind, die den Hinterrand der Schuppen einsäumenden Massen aus schwärzlichem Braun in ein helles Gelblichweiß und Hellbraun sich verändert haben. In ähnlicher Weise gestatten die allerdings in verschiedenen Vergrößerungen wiedergegebenen, ungefärbten Schnitte durch Rücken- und Bauchhaut von *Phelsuma madagascariensis* einen Vergleich. Die bei durchfallendem Licht gelben Guanophoren (Fig. 44, Taf. XI) treten bei auffallendem als bläuliches Band auf (Fig. 9, Taf. VIII), während die bei durchfallendem Licht weißgrauen (Fig. 45, Taf. XI) bei auffallendem schneeweiß erscheinen (Fig. 10, Taf. VIII).

Die Ursachen der je nach der Beleuchtung verschiedenen Färbung der Guanophoren sollen später (s. S. 197 u. f.) erörtert werden. Hier mögen noch einige Angaben über die chemiche Natur des Guanophoreninhaltes Platz finden. Wie aus der Tabelle S. 183 ersichtlich ist, löst sich der Inhalt der Guanophoren in Säuren und Alkalien. Beim Behandeln mit Salzsäure verschwindet der feinkörnige Inhalt rascher (fast augenblicklich) als der grobkörnige, von dem bei ganz

kurzer Säureeinwirkung zunächst unregelmäßig rundliche Massen zurückbleiben. Entwicklung von Gasbläschen beim Lösen des Inhalts habe ich nicht gesehen. Das Auflösen des Inhalts in Schwefelsäure geht schlechter von statten als in Salzsäure; nach kurzer Zeit treten hier die charakteristischen Nadeln und auch sphärokristallinischen Bildungen auf, die dem Gyps eigentümlich sind und das Vorhandensein von Calcium im Guanophoreninhalt dartun. Macht man mit Salzsäure oder Salpetersäure einen Auszug der Haut, engt ihn durch Erwärmen ein und dampft ihn mit rauchender Salpetersäure ab, so hinterbleibt ein gelblicher Rückstand. Dieser verfärbt sich bei Zusatz von Kalilauge rot und darauf bei vorsichtigem Erwärmen purpurn. Der Eintritt dieser Murexidprobe weist auf die Gegenwart von Guanin hin. Somit ist auch für die *Phelsuma*-Arten sichergestellt, daß in dem Material, an dem sich die eigenartigen Farbenerscheinungen abspielen, Guaninkalk ist. Da an Schnitten, aus denen der Guaninkalk durch Säure entfernt ist, trotz seiner bedeutenden Menge das Protoplasma nicht löcherig erscheint, ist es sehr wahrscheinlich, daß außer dem Guanin noch andre, in Säure unlösliche organische Stoffe in den Körnchen enthalten sind.

In polarisiertem Licht untersucht, erweisen sich die Körnchen der Guanophoren als doppelbrechend, ein Hinweis auf ihre kristallinische Natur.

c. Physikalisches über die Farben der Guanophoren.

Die Guanophoren enthalten, wie wir gesehen haben, Körnchen, die bei durchfallendem Licht gelb, rot, grün und selten blau erscheinen, bei auffallendem die dazu komplementären Farben zeigen. Wie kommen diese Farben zustande?

Da unter den angeführten Farben blau bei auffallendem Licht überwiegt, so deckt sich diese Frage zum Teil mit der Entstehung des Blaus in der Haut der Reptilien und weiterhin auch des Grüns; denn es steht heute fest, daß Grün in der Mehrzahl der Fälle durch Überlagerung von Blau mit Gelb zustande kommt. Diese Untersuchungen sind eingehender über das Grün (und Blau) der Frösche angestellt, weshalb wir auch auf manche von diesen zurückgreifen müssen.

Daß die Guanophoren einen wesentlichen Anteil an der Erzeugung der blauen Farbe nehmen, war schon Brücke (1852) klar; er stellt ihr Verhalten in eine Reihe mit dem zahlreicher undurchsichtiger, aber durchscheinender Substanzen, die in großen Massen weiß oder wenig gefärbt, in dünnen Schichten sich verschieden gefärbt erweisen, je nachdem sie durchfallend, oder bei schwarzem Grund auf-

fallend beleuchtet werden. In durchfallendem Licht erscheinen sie braun, braungelb, rotgelb, selbst rot, von oben beleuchtet dagegen in blauen Tönen. Jene Körper reflektieren vorherrschend Licht von kurzer Schwingungsdauer und lassen vorherrschend Licht von langer Schwingungsdauer durch. Diese »Farben trüber Medien« führt Brücke an andrer Stelle (s. u. bei Keller) auf Interferenzerscheinungen zurück. So kommt nach Brücke das Grün bei *Lacerta viridis* dadurch zustande, daß über einer Lage von schwarzem Pigment (dem resorbierenden Grund) eine dünne Lage von weißem oder gelbweißem Pigment liegt, welche die Schuppe blau erscheinen lassen würde, wenn nicht die weißgelbe Farbe der Epidermis das Blau in Grasgrün verwandelte. Abgesehen von dem Ursprung der gelben Farbe, der größtenteils nicht in der Epidermis, sondern in lipochromhaltigen Zellen der Cutis zu suchen ist, hat Brücke damit das Entstehen von Blau und Grün in der Reptilienhaut richtig erfaßt. (Auch für *Hyla* hebt Brücke hervor, daß die schöne grüne Farbe des Laubfrosches unter Beteiligung von Zellen mit feinkörnigem, kristallinischen, Interferenzen erzeugenden Inhalt zustande kommt, die über schwarzem Pigment geschichtet sind.)

v. Wittich (1854) untersuchte, angeregt durch Brückes Beobachtungen über den Farbenwechsel des Chamaeleons die Haut unsrer grünen Frösche *Rana esculenta* und *Hyla arborea*. Er betont, daß ein grünes Pigment nirgends vorhanden sei, findet die von Brücke übersehenen Zellen mit gelben Fetttröpfchen — denn als solche sind v. Wittichs gelbe Zellen wohl zu deuten (s. Leydig [1868]) — leugnet dagegen die Bedeutung der Interferenzzellen für das Zustandekommen der grünen bzw. blauen Farbe. Diese Zellen sollen nur beschränkte Verbreitung haben. Das Epithel und die darunter befindliche Lage gelber Zellen sollen als trübe Medien wirken und die noch tiefer gelegene Unterlage dunkler Pigmentzellen zunächst blau erscheinen lassen; da aber die blauen Lichtstrahlen durch eine gelbe Schicht austreten, erscheinen sie uns grün.

Leydig (1868) (s. auch unten) schließt sich v. Wittich an und erwähnt, daß der Farbstoff der gelben Zellen auf Fettpünktchen beruht, was von Hering und Hoyer (1869, zitiert nach Biedermann, 1892) bestätigt wird. Diese Forscher fanden aber, daß außer dem in Alkohol und Äther löslichen gelben Fett noch stark lichtbrechende, prismatische Körnchen in diesen Zellen enthalten sind.

v. Bedriaga (1874) bringt in seiner »Entstehung der Farben bei den Eidechsen« (einer eigentümlichen Theorie, die mit einer im Laufe der Generationen erfolgten, successiven Verlagerung der Melanophorenschicht zur Epidermis hin arbeitet) nur eine kurze Bemerkung über

das Zustandekommen der Farbe blau: weil Epidermis und obere Pigmentschicht (= Guanophorenschicht) weiß gefärbt seien, entstünde bei dem Aufsteigen des dunklen Pigments die Farbe blau.

Auch Eimer (1874) gibt nur einen kurzen Hinweis für die Entstehung des prachtvollen Blau der *Lacerta muralis coerulea.* Es trifft insofern zu, als ein blaues Pigment abgelehnt und der Unterschied zwischen einer grünen und blauen Eidechse auf das Fehlen der auf die Epidermis folgenden Schicht von Zellen mit gelbem Pigment fettiger Natur zurückgeführt wird. Im übrigen aber wird wenig verständlich, wie der Eindruck von Blau dadurch hervorgerufen werden soll, daß eine dicke Lage schwarzer Bindegewebszellen unter einer gleichfalls dicken Schicht farbloser Epidermis gelegen sei, und das Blau »durch Schwarz und Weiß« gebildet werde. Auch bedürfte es einer Nachprüfung, ob eine leichte blaurote Färbung des Bauches bei *Lacerta muralis albiventris* Bonaparte während des Winterschlafes cyanotischer Art ist, durch mangelhafte Oxydation des Blutes erzeugt wird, wie Eimer meint.

Ferner erscheint es mir sehr zweifelhaft, ob B. Haller (1885 und 1886) mit Recht das blaue Hochzeitskleid von *Rana arvalis* einzig aus einer starken Retraktion der Melanophoren in tiefere Hautschichten erklärt. Gewiß treten dadurch die darüber gelegenen Guanophoren ungestört in Wirkung; aber ohne das Fehlen oder Zurücktreten der normalerweise vorhandenen Zellen mit gelbem Fett würde das von ihnen erzeugte Blau nur als Grün in die Erscheinung treten können. Das Blau selbst erklärt Haller als Farbe trüber Medien (Interferenz): Epithel, bindegewebige Cutis und hellbraungelb pigmentierte Zellen (verschieden von Leydigs [1885, s. u.] bläulich irisierenden Zellen!) stellen das trübe Medium dar, während das von den Melanophoren gebildete Netzwerk die schwarze Unterlage abgibt, von der (nach irriger Vorstellung Hallers) das auffallende Licht reflektiert wird (wirkt doch der schwarze Grund absorbierend!).

Der bläuliche Metallglanz der niederen Wirbeltiere rührt nach Leydig (1885), der sich nochmals zusammenfassend über diesen Gegenstand äußerte, von Interferenz her, die an Plättchen oder Flitterchen auftritt. Sie können so stattlich sein, daß man die geriefelte Beschaffenheit ihrer Oberfläche, sowie das kristallinische Wesen ihrer Form deutlich zu sehen vermag, anderseits aber auch in ihrer Größe so herab gehen, daß sie für unsre Instrumente Körnchen darstellen. Ferner wird ein Blau hervorgerufen durch Überlagerung des schwarzen Pigments von Seite eines trüben Mittels (s. o.). Dies gilt zum Teil vom Hochzeitskleid der *Rana fusca.* Hier ist ein weißliches, leicht

bläulich irisierendes Pigment vorhanden, das von den schwarzen Chromatophoren der Tiefe durchsponnen, den Eindruck von Blau hervorruft, wobei eine außergewöhnliche Füllung der Lymphräume die Durchsichtigkeit der Haut erhöhen soll.

Man sieht, wie bisher kaum einer der späteren Untersucher die Sachlage mehr als Brücke geklärt hat. Eine gute Darlegung der Verhältnisse beim Frosch verdanken wir Biedermann (1892). Bei *Hyla* findet dieser Forscher unter der Epidermis rundliche oder polygonale Zellen, die längliche, eigentümlich quergestreifte Körnchen besitzen, deren optisches Verhalten auf kristallinische Natur hinweist; diese Körnchen sollen nun in derselben Zelle noch von kleinen und größeren goldgelben Tröpfchen überschichtet sein, die sich zu ballen vermögen. [Ficalbi 1896, zitiert nach von Rynberk 1906, hat gezeigt, daß es sich hier um zweierlei übereinander liegende Zellen, eine obere mit feinen Fetttröpfchen und eine untere mit irisierenden Körnchen handelt.] Jede dieser Zellen erscheint, unabhängig vom darüberliegenden gelben Pigment, bei auffallendem Licht lebhaft blau glitzernd. Nur durch Kombination mit jenem kommt es auf dem schwarzen Untergrund der Melanophoren zu der normalen, hell blattgrünen Hautfarbe des Frosches. »Wenn man die Bedingungen und die Ursachen der Grünfärbung, sowie ihrer Übergänge nach Gelb, Grau und Schwarz bei andern Amphibien und Reptilien untersucht, so läßt sich eine große Übereinstimmung mit den beim Laubfrosch zu beobachtenden Verhältnissen wenigstens in den allgemeinen Zügen nicht verkennen. In der großen Mehrzahl der Fälle scheint es sich um das Zusammenwirken von Blau und Gelb auf schwarzem Grunde zu handeln, wobei das erstere entweder nur als Farbe trüber Medien oder, wie bei der grünen Froschhaut, als Interferenzfarbe erzeugt wird.«

In den vorstehenden Mitteilungen haben die Untersucher die Blaufärbung teils als Farbe trüber Medien erklärt, wobei sie den Guanophoren eine mehr oder minder wichtige Rolle zuerkennen, teils als Interferenzerscheinung aufgefaßt, die durch eben diese körnchenführenden Zellen zustande kommt; dabei gilt bei einigen Forschern die Farbe trüber Medien als eine besondere Form von Interferenz (s. u.), während die meisten sich mit dem Wesen der Farben trüber Medien nicht eingehender befaßt haben.

Tiefer in die physikalische Seite dieses Problems einzudringen, haben sich Brücke und Keller (1895) bemüht; ich folge der Darstellung des letzteren. Nach Keller sind trübe Medien aus zwei durchsichtigen, farblosen, optisch differierenden Substanzen zusam-

mengesetzt, in der Art, daß in multipeln kleinen Raumverhältnissen Teile der einen mit solchen der andern wechseln; das Medium muß einen Teil des Lichtes hindurchlassen, den andern reflektieren. Meist kann die eine Substanz als die trübende, die andre als getrübte aufgefaßt werden. Bei beträchtlicher Dicke einer Schicht trüber Medien oder bei Verkleinerung des Abstandes der trübenden Teilchen kommt eine Grenze, bei der kein Licht mehr durchgelassen oder alles diffus reflektiert wird. So entsteht eine weiße Farbe. Alle trüben Medien reflektieren nun mehr kurz- als langwellige Lichtstrahlen und lassen umgekehrt mehr lang- als kurzwellige durchtreten; daher erscheinen sie bei auffallendem Licht mehr oder weniger ausgesprochen blau, bei durchfallendem gelb oder rot. Woher kommt dieses Verhalten?

Brücke (Physiologie der Farben) stellt sich vor, daß an jedem trübenden Teilchen Interferenz nach Art der dünnen Schichten erfolge (Farben dünner Blättchen) durch Reflexion der Strahlen an der Vorder- und Hinterfläche des Teilchens. Denkt man sich die Teilchen, vom unendlich Kleinen, allmählich wachsend, so käme zunächst eine Dimension, bei der nur die kurzwelligen, blauen Strahlen durch Interferenz verstärkt würden. Werden die Teilchen größer, so verstärkt die Interferenz nunmehr die langwelligen, hauptsächlich also die gelben und roten. Daher darf für die Erzeugung der Farbe Blau eine bestimmte Größe der Teilchen nicht überschritten werden; diese ergibt sich gemäß Rechnung nach Keller zu weniger als 0,1215 μ; nun sind aber die trübenden Teilchen einer ganzen Reihe von Medien (Milch u. a. Emulsionen) alle oder der Mehrzahl nach größer, zum Teil sogar bedeutend größer, und doch treten die Farben aufs deutlichste hervor. Ferner sind die Partikelchen nicht von parallelen oder wenigstens annähernd parallelen Flächen begrenzt, sondern eher kugelig, und damit fehlt die Bedingung für eine regelmäßige Interferenz. Aus beiden Gründen lehnt Keller die Interferenz als Erklärung für die Farben trüber Medien ab.

Keller stellt sich vielmehr vor — was auch Brücke an andrer Stelle vertreten hat —, daß beim Übergang des Lichtes aus einem Medium in ein andres diejenigen Strahlen am meisten reflektiert werden, welche hierbei den größten Widerstand = größte Ablenkung erfahren, also die kurzwelligen (blauen)[1]. Indem nun die aus trüben Medien austretenden Lichtbündel vielfache Reflexion erfahren haben, nimmt die Menge der kurzwelligen Strahlen, die Intensität des blauen Lichtes, zu,

[1] Wie ich aus Biedermann (1895, S. 220) ersehe, kann diese Annahme eingehend theoretisch begründet werden (Lord Rayleigh).

die bei einer einfachen Spiegelung nicht zu beobachten wäre. Umgekehrt werden die langwelligen, gelben und roten Strahlen weniger reflektiert und erscheinen daher im durchgehenden Licht. Daß die trüben Medien in dickeren Schichten weiß erscheinen, hat nach Keller darin seinen Grund, daß das von den tieferen Schichten reflektierte Licht die oberflächlichen durchsetzen muß, damit sich wieder mit langwelligeren Strahlen anreichert und den Effekt des Blau zu Weiß paralysiert. Unter sonst gleichbleibenden Umständen wird die Farbe um so intensiver sein, je größer das Dispersionsvermögen der trübenden Teilchen ist, also je mehr rote und blaue Strahlen sich in ihrer Ablenkung unterscheiden. Ferner, je weniger Reflexionen nötig sind, um viel Licht zurückzuwerfen, also bei stark lichtbrechenden Teilchen in schwach lichtbrechendem Medium (Leucophoren) um so weniger wird Blau hervortreten.

Kellers Theorie hat viel Bestechendes für sich und doch stehen ihrer ausschließlichen Anwendung wenigstens auf unsern Fall, *Phelsuma*, Schwierigkeiten im Wege.

Wir haben berichtet, daß gewisse Guanophoren nicht nur blaue, sondern grüne und, was schwerer ins Gewicht fällt, auch rote, also langwellige Strahlen reflektieren. Diese Farbe ist einer Erklärung als Farbe trüber Medien nicht zugänglich; denn die Farbe trüber Medien ist stets blau, höchstens blaugrün. Damit steht auch in direktem Zusammenhang, daß die rotes Licht reflektierenden Körnchen der Guanophoren im durchfallenden Licht nicht gelblich oder rötlich erscheinen, wie es bei trüben Medien der Fall ist, sondern grün.

Ferner sind die Farben bei auffallendem Licht, vor allem Grün, von einer Intensität, die der Farbe trüber Medien fremd ist. Sie sind so lebhaft, daß es sich bildlich nicht wiedergeben läßt. Untersucht man eine Schuppe vom Rücken von *Phelsuma lineatum* bei auffallendem Licht unter schwacher Vergrößerung, so blitzen geradezu hier und da goldig-grüne Lichtfünkchen auf; man wird bei diesem Anblick lebhaft an die schillernden Flügeldecken gewisser Käfer erinnert, die durch Interferenz gefärbt erscheinen.

Für Interferenz würde auch sprechen, daß die verschiedenen Farben Körnchen von bestimmter Dicke anzuhaften scheinen (s. S. 195).

Das eigenartige komplementäre Verhalten der Farben bei durch- und auffallender Beleuchtung findet bei der Annahme trüber Medien zwar für Gelb und Blau, aber nicht für die übrigen angeführten Kombinationen Erklärung. Dieser Tatsache würde vielleicht die Deutung der Farben als Oberflächenfarben (s. Biedermann 1904) gerecht werden. Es handelt sich bei den Oberflächenfarben um Stoffe,

die ohne besondere Struktur der Oberfläche bei auffallendem und durchfallendem Licht verschiedene Farben zeigen, die im allgemeinen sich wie Komplementärfärben verhalten (HEIDINGERsches Gesetz). Bekannte Beispiele hierfür sind die Farben dünner Gold-, Kupfer- und Messingblättchen, ferner stark absorbierende Farbstoffe, viele Anilinfarben (z. B. Fuchsin). Die erwähnten Stoffe zeigen ein starkes Absorptionsvermögen, und zwar entspricht die reflektierte Farbe im allgemeinen der von dem betreffenden Körper am stärksten absorbierten. Diese Körper müssen aber auch im durchfallenden Licht intensiv gefärbt sein. Falls man aber der Annahme Raum geben will, die an den Guanophoren beobachteten Erscheinungen seien auf Oberflächenfarben zurückzuführen, so muß man die im durchfallenden Licht sichtbaren Farben nicht als Struktur-, sondern als Pigmentfarben betrachten, d. h. also als Farbstoffe, die im Guaninkalk gelöst sind. [Um die Möglichkeit dieser Annahme zu prüfen, habe ich versucht, die Farben der Körnchen in den Guanophoren zu bleichen, ohne ihre Struktur zu verändern. Säuren und Chlor waren hierfür auszuschließen, da sie den ganzen Inhalt der Guanophoren zerstören; es blieb nur Wasserstoffsuperoxyd übrig, dessen bleichende Wirkung auf der durch Sauerstoffabspaltung bedingten Oxydation organischer Substanzen beruht. Mehrere Tage lang blieb die Farbe unverändert, dann trat ein deutliches Abnehmen der Farbenintensität ein. Da aber eine noch weiter fortgesetzte Behandlung mit Wasserstoffsuperoxyd den gesamten Inhalt der Guanophoren zerstörte, so ist wahrscheinlich, daß das allmähliche Schwinden der Farben im durchfallenden Licht auf eine beginnende Zerstörung der Guaninkörnchen zurückzuführen ist.] Sicherlich dürfte es sich in der bei auffallendem und durchfallendem Licht bräunlichen Farbe der Leucophoren um Pigmentfarben handeln.

Aus dem Vorstehenden ergibt sich meines Erachtens, daß die Farben trüber Medien zur Erklärung der auftretenden Erscheinungen nicht hinreichen; vielmehr wirken Interferenz, vielleicht auch Oberflächenfarben mit, so daß ein verwickelteres physikalisches Problem vorliegt, dessen Analyse ich Fachleuten überlassen muß. —

Aus der Literatur haben wir entnommen, daß das Grün der Reptilien durch Überlagerung von Blau mit Gelb zustande kommt. Sicherlich trifft das für viele Fälle zu. Behandelt man z. B. die Haut von *Lacerta* mit einem Gemisch von Alkohol und Äther, so wird ein gelber an Fett gebundener Farbstoff ausgezogen, und das Hautstück nimmt eine schöne blaue Farbe an. Daß es außer dieser Entstehung des Grüns noch eine andre gibt, haben wir bei *Phelsuma* gesehen; hier sind die

Guanophoren für sich allein fähig, Grün zu erzeugen. Dieses gewöhnlich mit Blau gemischte und nur in kleinen Flitterchen erscheinende Grün trat an einigen, seit langen Jahren in Alkohol bewahrten Exemplaren von *Phelsuma madagascariense* (Material des SENCKENBERGischen Museums) so rein hervor, daß die Tiere grasgrün erschienen. Die Untersuchung zeigte, daß hier auffällig viele, in durchfallendem Licht rot erscheinende Guanophoren vorhanden sind; allerdings fanden sich auch über den Guanophoren gelbliche Körnchen (s. S. 218). Daß sie an der intensiven Grünfärbung beteiligt sind, ist unwahrscheinlich, weil sie im auffallenden Licht bläulich-weiß erschienen.

Wie die Farben der Guanophoren auch entstehen mögen, für ihr lebhaftes Hervortreten ist ein dunkler, am besten schwarzer Hintergrund nötig; er absorbiert alle durchgehenden Lichtstrahlen und läßt so die Farben bei rein auffallender Beleuchtung erscheinen. Diesen Hintergrund liefern die Melanophoren. Die Wirkung des schwarzen Hintergrundes führt die Natur selbst an den beiden *Phelsuma*-Arten vor. Bei *Phelsuma lineatum* sind die blaugrünen Farben viel schwächer als bei *Phelsuma mad.*; es fehlen in der Haut von *Phelsuma lin.* sowohl die oberen Melanophoren als auch die unteren und damit der schwarze Grund; das pigmentlose Bindegewebe und die unter der Haut folgende Muskulatur vermögen nicht genug das durchgegangene Licht zu absorbieren, so daß die von hier reflektierten Strahlen eine rein auffallende Beleuchtung hindern. Bringt man dagegen in Balsam überführte Hautstücke von *Phelsuma lineatum* auf einen schwarzen Untergrund, so erscheinen sie mit derselben Farbenpracht wie solche von *Phelsuma mad.* Schiebt man unter ein solches Präparat ein Stück weißes Papier, so treten die Farben bei auffallendem Licht kaum hervor.

d. Zustandekommen des Farbenkleides.

Nach diesen Erörterungen erübrigt noch, das Zustandekommen des Farbenkleides von den einzelnen Stellen des Körpers zu erläutern (s. S. 176).

Phelsuma madagascariense: Der blaugrüne Ton der Rückenseite (Fig. 1, Taf. VIII) wird durch die auf dem schwarzen Hintergrund der Melanophoren (centrale Gruppen) gelagerten Guanophoren (Ochrophoren) bedingt. Die Melanophoren beteiligen sich bei ihrer tiefen Lage nicht direkt an der Färbung der Haut[1]. Die Ballung ihres Pigments wird durch Verminderung des absorbierenden Grundes

[1] KREFFT (1907) berichtet von einer schwarzen Verfärbung des Weibchens von *Phelsuma madagascariense* vor der Eiablage; hier könnte man an eine Beteiligung der Melanophoren denken.

die Intensität der Farben herabsetzen. Die blauroten Porphyrophoren kommen selbst bei Pigmenterfüllung der Ausläufer für die Betrachtung mit bloßem Auge als gesonderte Farbe nicht zur Geltung, sondern vertiefen nur die schon vorhandene oder verändern sie ins Bläuliche; unter dem Mikroskop erscheinen sie als dunkle Pünktchen.

Die hellen Flecken des Rückens (Fig. 1, Taf. VIII) verdanken ihre Entstehung grobkörnigen Guanophoren (Leucophoren) auf dem schwarzen Grund der Melanophoren. Die Melanophoren verhalten sich ebenso wie an den blauen Stellen und schimmern matt durch. Sind diese Flecken im Leben rot gefärbt, so ist das auf eine starke Expansion der Porphyrophoren zurückzuführen, die auf dem hellen Grund trotz ihres spärlicheren Vorkommens in so auffälliger Weise hervortreten.

Die gelblichweiße Farbe des Bauches ist ebenfalls auf Rechnung grobkörniger Guanophoren zu setzen; zwar fehlen überall ventral die Melanophoren, die einen schwarzen Grund bilden könnten; es tritt diffuse Reflexion des Lichtes an den stark lichtbrechenden Körnchen ein. Das matte Grün der Unterseite des Schwanzes ist auch Guanophorenfarbe. Der rötliche Anflug der Bauchseite wird nur zum Teil durch Guanophoren hervorgerufen.

Vornehmlich aber verdankt er seinen Ursprung den Porphyrophoren, die zwar spärlicher und kleiner auf der Bauchseite sind, in der Brustgegend gar ganz zu fehlen scheinen, aber zwischen dem Weißgelb der Guanophoren viel mehr als auf dem Rücken zur Geltung kommen. Auf ihre Anwesenheit ist vor allem die blaurote Zeichnung der Kehle zurückzuführen, die bei einer Retraktion des Porphyrophorenpigmentes bis zum Verschwinden abblassen, bei zunehmender Pigmenterfüllung der Ausläufer dagegen immer deutlicher hervortreten wird (Fig. 7, Taf, VIII).

Die eigenartige Abweichung der Färbung, die das mir vorliegende Exemplar von *Phelsuma laticauda* gegenüber Boulengers Beschreibung durch das Fehlen aller grünlichen und roten Töne aufweist (s. S. 176), klärte die Untersuchung dahin auf, daß einmal an diesem Tier die Guanophoren zerstört waren: dadurch müssen die blaugrünen Farben ausfallen. Ferner aber sind hier die Porphyrophoren durch hellbräunliche Melanophoren ersetzt; damit fehlen die roten Töne.

Die Homologie dieser hellbräunlichen Melanophoren mit den Porphyrophoren (s. S. 184) läßt sich am besten an Schuppen vom Rücken der Schwanzwurzel zeigen. Solche Schuppen bieten ein ähnliches Bild wie Fig. 6, Taf. VIII, unr daß an Stelle der Porphyrophoren

in Form und Größe ganz ähnliche Melanophoren von hellbräunlicher Farbe liegen[1]. In der Mitte des Rückens ist die Homologie schwerer durchzuführen: die hellbräunlichen Chromatophoren sind größer und spärlicher. Dagegen überwiegen dicht gedrängte, sehr dunkle, pigmentreiche Chromatophoren, die eine Mittelstellung zwischen Porphyrophoren und oberen Melanophoren einzunehmen scheinen (*P*, Fig. 40, Taf. X). Auch die unteren Melanophoren sind sehr stark entwickelt (s. Fig. 40, Taf. X); ihre Ausläufer schimmern in den Furchen zwischen den Tuberkeln durch, indem sie die Zwischenräume annähernd senkrecht durchsetzen. Auf der Bauchseite finden sich nur spärlich die hier sehr kleinen und hellen, den Porphyrophoren homologen Melanophoren. Da in der Mehrzahl der Chromatophoren des mir vorliegenden Tieres periphere Verteilung des Pigments herrscht, so daß man wunderbar reich verästelte Zellen zu Gesicht bekommt, muß beim Fehlen der Guanophoren die Rückenseite in braunschwarzem Ton sich darbieten, während die an Melanophoren arme Bauchseite nur leicht bräunlich gefärbt erscheint.

Phelsuma lineatum: Die blaugrünen Farben von *Phelsuma lin.* sind bedeutend schwächer als bei *Phelsuma mad.*; das bedingt, wie schon auseinandergesetzt, der Mangel des dunklen Hintergrundes: auf der Rückenseite fehlt die untere Melanophorenschicht ganz und auch die obere ist nur in vereinzelten Schuppen enthalten (Fig. 12, Taf. VIII), nämlich den hellen Flecken auf Rücken und Schwanz, die durch grobkörnige Guanophoren hervorgerufen werden; die schwärzlichen Bestandteile dieser Flecken rühren von den Melanophoren her.

Da blaue und grüne Melanophorenfarbe hier zurücktritt, machen sich die Porphyrophoren mehr geltend und bewirken die starke Beimengung von Rot zur blauen Farbe des Rückens. Wie bei *Phelsuma mad.* sind die Porphyrophoren in den weißen Flecken nur spärlich vertreten und daher heben sich diese um so deutlicher ab. Die Porphyrophoren von *Phelsuma lin.* sind noch weniger körnchenreich als bei *Phelsuma mad.*, so daß ich den dunkelblauen Ton der dicht geschichteten Pigmentmassen nie beobachtete; die Zellen weisen vielmehr immer einen mehr rötlichen Ton auf (Fig. 22, Taf. IX).

Der schwarze Seitenstreifen kommt zustande durch eine Anhäufung von Melanophoren in den Räumen zwischen den Tuberkeln, die in den Endflecken ihren Höhepunkt erreicht; hier sind auch die Höcker selbst pigmentiert.

---

[1] Da Boulenger (s. o. S. 176) das Vorkommen von rötlichen Flecken auf dem Rücken mancher Exemplare von *Phelsuma laticauda* erwähnt, scheint der Ersatz der Porphyrophoren durch Melanophoren individuell zu sein.

Der darunter gelegene, von dem vorigen durch einen schmalen Streifen normaler Haut getrennte weiße Seitenstreifen, bedingt durch sehr starke Anhäufung von Guanophoren, ist frei von Melanophoren.

Auch auf der Bauchseite fehlen die Melanophoren gänzlich. Die Porphyrophoren sind hier kleiner und verleihen dem grünlichgelblichweißen, durch Guanophoren bedingten Grund einen rötlichen Schimmer. Auf der ventralen Seite des Schwanzes treten die Guanophoren auffällig zurück, nehmen oft nur einen schmalen Saum am Hinterrand der Schuppe ein, so daß die Schuppen bei der ebenfalls geringen Entwicklung der Porphyrophoren in durchfallendem Licht ganz durchscheinend sein können. Bei auffallendem Licht ähneln diese Schuppen solchen, die grobkörnigen Guaninkalk führen, indem hier an dem Bindegewebe der Haut eine diffuse Reflexion erfolgt.

3. Bemerkungen über den feineren Bau der Epidermis.

Das mir zur Verfügung stehende Material reichte nicht aus, um die Häutungsvorgänge zu untersuchen; indessen erwies sich *Phelsuma laticauda* als ein vorzügliches Objekt zum Studium feinerer histologischer Verhältnisse.

Im allgemeinen ist folgendes über die Epidermis der *Phelsuma*-Arten zu bemerken. Wie die andern Geckoniden trägt sie auf der freien Oberfläche haarartige Bildungen, die in der Aufsicht als Punktierung, im Schnitt als bürstenartiger Besatz (Fig. 32, Taf. X) erscheinen, die Cuticularhaare der Autoren. Ich sehe in ihnen Bildungen, die mit der Epithelfaserung zusammenhängen, eine Ansicht, die bei *Tarentola* näher begründet werden soll (s. S. 233). Von der Fläche betrachtet, läßt das Oberhäutchen bei starken Vergrößerungen stellenweise die Grenzen seiner polygonalen Zellen erkennen; an den ventralen Schwanzschuppen ist es vielfach in charakteristischer Weise abgeschabt, eine Erscheinung, die auch bei anderen Formen (z. B. *Tarentola*, *Geckolepis*) vorkommt und über die in einer spätereren Mitteilung berichtet werden soll. Die Dicke der Epidermis erreicht ihren höchsten Betrag auf der Oberseite der Bauchschuppen; sie verjüngt sich bedeutend auf ihrer Unterseite, wo das Epithel gefaltet ist und allmählich in dasjenige der Oberseite der gedeckten Schuppe übergeht (Fig. 35, Taf. X). Ein ähnliches Verhalten weisen die Höcker des Rückens auf, wenn auch viel weniger ausgesprochen (Fig. 34, Taf. X): auch hier verdünnt sich die Oberhaut ganz bedeutend in den Furchen zwischen den Tuberkeln. An Schichten lassen sich in der Epidermis unterscheiden: eine Reihe basaler Cylinder-

zellen, mehrere Lagen abgeplatteter Elemente, beide zusammen das Rete Malpighii darstellend, dann die Hornschicht, die leicht in Lamellen aufblättert. Vorstehendes gilt für diejenigen Stellen, an denen die Epidermis eine gewisse Dicke besitzt; dort wo sie stark verdünnt ist, vereinfacht sich die Schichtung. Alle Zellen der Keimschicht sind durch Zelllücken getrennt, die von stark sich färbenden Brücken durchsetzt sind. Gelingt es, am Schnittpräparat eine der äußeren, verhornten Lamellen in Flächenansicht zu bekommen, so sind die Grenzen der polygonalen Zellen durch breite von Eisenhämatoxylin geschwärzte Linien getrennt; anscheinend handelt es sich hierbei um eine von den Zellen ausgeschiedene Intercellularsubstanz. Schon Todaro (1878) hat ihrer bei der Schicht polygonaler Zellen als einer »Discreta sostanza intercellulare« gedacht (*Lacerta muralis*); Studnicka (1909) und nach seiner Angabe auch Renaut haben bei den Hufanlagen von *Bos* ähnliches gefunden.

Die Abgrenzung der Epidermis gegen das Corium erfolgt entweder geradlinig (Fig. 37, 42, Taf. X) oder aber die basalen Epithelzellen sind in Spitzen ausgezogen (Fig. 39, 43, Taf. X). Diese Verhältnisse werden bei der »Epidermis-Cutisverbindung« genauer besprochen (s. S. 215).

Die Epidermis von *Phelsuma laticauda* — und zwar handelt es sich um die Wachstumsperiode — gewährte an dünnen Schnitten (5 μ) bei Eisenhämatoxylinfärbung prächtige Bilder vom Verhalten der Epithelfaserung. Epithelfasern sind bei Reptilien bis jetzt nur von Krauss (1905) unter anderem auch bei *Tarentola*, aber nur in der basalen Zellschicht beschrieben worden. In der gleichen Schicht konnte ich sie bei *Geckolepis* nachweisen (W. J. Schmidt 1911).

Das Epithel auf der Oberseite der Bauchschuppen von *Phelsuma laticauda* (Fig. 31, Taf. IX) ist über 40 μ dick. Seine basale Zellenlage (*a*) besteht aus cylindrischen oder kubischen Elementen von etwas wechselnder Größe. Nach unten gegen das Bindegewebe hin, sind die Zellen quer abgestutzt und endigen damit insgesamt gradlinig (Fig. 42, Taf. X), oder aber sie erscheinen in Spitzen ausgezogen (Fig. 43, Taf. X). Der obere Kontur der Schicht (Fig. 31, Taf. X) steigt auf und ab entsprechend der verschiedenen Höhe der Zellen. Der größte Teil der Zellen wird vom Kern eingenommen, der in seiner Form dem Zellleib sich anpaßt, deutliche Membran zeigt und in seinem Innern Nucleolus und ein feines chromatisches Kerngerüst erkennen läßt. Das Cytoplasma dieser Zellen erscheint senkrecht zur Oberfläche der Haut gestreift durch die Anwesenheit der Epithelfasern. Diese Fasern sind leicht wellig gebogen und verlaufen parallel zueinander. Ihre Färbbarkeit und damit

anscheinend auch ihre Dicke ist im oberen Teil der Zelle, über dem Kern, stärker als im unteren. Hier wird die Deutlichkeit der einzelnen Fasern oft geringer; nur wenn die Epithelfasern dicht gedrängt in die Spitzen der Zellbasen eintreten (Fig. 43, Taf. X), nehmen sie auch hier einen dunkleren Ton an. Seitlich sind die Zellen durch breite Lücken getrennt, die in ziemlichen Abständen von feinen, schwer sichtbaren Brücken durchsetzt werden. Eine Fortsetzung der Zellbrücken im Cytoplasma war nicht zu beobachten. Nach oben werden die Zellen durch eine Reihe großer, scharf gefärbter Körnchen abgeschlossen, die als Mittelknötchen oder Brückenkörner zu bezeichnen sind. Ohne Mühe läßt sich feststellen, daß jede Plasmafaser mit einem solchen Brückenkorn in Verbindung tritt; dagegen läßt sich nicht der Durchgang der Plasmafaser in die angrenzende Zelllage verfolgen.

Die nun folgenden (etwa 2) Lagen (unterer Teil *m b* Fig. 31, Taf. IX) lassen am wenigsten von Epithelfasern erkennen. Diese Zellen sind parallel zur Oberfläche der Haut abgeplattet und besitzen auf dem Schnitt polygonalen Umriß. Ihre Kerne haben eine dieser Formänderung entsprechende Umwandlung ihrer Gestalt erlitten und sind chromatinärmer geworden. Das Cytoplasma dieser Elemente erscheint feinwabig; eine deutliche Epithelfaserung, die in den oberen Lagen der Epidermis wieder zutage tritt, ist nicht zu erkennen. Jener Zustand findet wohl so am besten seine Erklärung, daß bei der mitotischen Vermehrung der basalen Keimzellen die Plasmafasern eingeschmolzen und in den neugebildeten Elementen allmählich wieder ausdifferenziert werden (s. HEIDENHAIN 1911, S. 971). Die geschilderten Zellen sind durch ziemlich weite Intercellularräume getrennt, in denen die scharf gefärbten Brückenkörner als Punktreihen sichtbar sind. Stellt man auf die Fläche einer Zellwand ein, so erscheinen sie als eine Ansammlung gleichmäßig verteilter Punkte. Da die Zellbrücken hier ebenso gut vorhanden sind wie in den höheren und tieferen Schichten der Epidermis, so gestatten sie bei der Ausdifferenzierung der Epithelfasern deren systematischen Anschluß an diejenigen der benachbarten Zellen.

Weiter in der Höhe tritt in der Epidermis eine bedeutende Vergrößerung der Zellen ein; die Abplattung ist verschwunden, die Kerne sind wieder rund. Die Zellen dieser Zone sind vielfach zu kleineren Gruppen, gleichsam nesterweise, gegen die Umgebung abgesondert, und ich glaube nicht fehlzugehen, wenn ich in ihnen TODAROS »otricoli glandulari« sehe (s. S. 151). Ihre Struktur ist ganz übereinstimmend mit den »genetzten Zellen«, die HEIDENHAIN (1911) aus den mittleren Epidermisschichten der embryonalen Hufanlage vom Rind schildert.

Das Cytoplasma zeigt bei erster Betrachtung (Fig. 31, Taf. IX, *b* mittlere Lage) einen schönen netzigen oder wabigen Bau. Geht man den Wabenzügen genau nach, so ergibt sich, daß die Netzwände in der Richtung ungefähr senkrecht zur Oberfläche der Haut verstärkt erscheinen: es heben sich aus dem Wabenwerk faserige Differenzierungen hervor, die Epithelfasern. Der Zusammenhang der Epithelfasern mit den die Zellen einsäumenden Brückenkörnern ist oft festzustellen. Auch wenn die Brückenkörner im Flachschnitt erscheinen, kann man beobachten, wie die stärkeren Fasern des Netzwerkes in sie eintreten. Demnach besteht nicht nur eine Verbindung der Zellen in der Richtung senkrecht zur Fläche der Haut, sondern auch seitlich, die allerdings gegenüber der ersten zurücktritt. In diesen Zellen ist also die Ausdifferenzierung der Epithelfasern gegenüber der vorigen Lage schon weiter fortgeschritten. Die Zellen sind im allgemeinen durch schmälere Lücken von einander getrennt als in der tieferen Lage; die Brückenkörner sind kleiner geworden und liegen näher beieinander. Wo die Zelllücken außergewöhnlich weit sind (rechts in der Figur), treten dünne, fädige Verbindungen an Stelle der Brückenkörner.

Noch deutlicher werden die Epithelfasern in den oberen, wieder stärker abgeplatteten Zellen des Rete Malpighii (*b* oben, Fig. 31, Taf. IX). Das netzige Aussehen ist geschwunden und nur die senkrecht zur Oberfläche gerichteten Faserzüge sind übrig geblieben. In dieser Schicht sind die Lücken zwischen den Zellen noch stärker verengt; sie werden von den Brückenkörnern eingenommen, die dicht aneinander schließen.

Nunmehr folgt die Hornschicht, die derart von Eisenhämatoxylin geschwärzt ist, daß keine Einzelheiten mehr zu erkennen sind.

4. Sinnesorgane.

Die Hautsinnesorgane von *Phelsuma* finden sich zahlreich über die Fläche der Lippenschilder zerstreut, zu 3—6 auf dem hinteren Teil der Rückenhöcker und zu 12 und mehr am Hinterrand der Bauchschuppen.

Nur von den Sinnesorganen des *Phelsuma laticauda* gelang es mir, brauchbare Bilder zu erhalten (Fig. 32, Taf. IX). Bei den Bauchschuppen nehmen die Sinnesorgane die Stelle ein, an der sich das Epithel von der Ober- auf die Unterseite der Schuppen umschlägt. Der Deckel (*D*) des Hautsinnesorgans ist durch eine tiefe Ringfurche gegen die Umgebung abgesetzt, so daß das Organ nicht frei vorsteht, sondern vertieft in den Rand eingelassen ist. Im Bereich des lamellös aufblätternden Deckels tritt eine außerordentliche Verdünnung der Hornschicht ein, zum wenigsten gegenüber derjenigen der Oberseite der

Schuppe. Der Besatz von Cuticularhaaren»« setzt sich auf dem Deckel — mit Unterbrechung in der Ringfurche — fort; in seiner Mitte trägt der Deckel eine lange, geschwungene Borste (*B*), das »Sinneshaar« der Autoren. Immer hatten sich die oberen kompakten Hornlagen mitsamt dem Deckel abgehoben. Auf diese folgten noch einige Hornlamellen, darauf das Rete Malpighii, das in dieser Gegend nur eine einzige Zelllage erkennen ließ. In ihr finden sich unter dem Deckel einige Zellen, die durch ihre langgestreckte Form von der Umgebung abweichen (*Sz*). Es dürften die Sinneszellen des Organs sein. Diese Zellen sind wie die übrigen der Epidermis durch Brückenkörner begrenzt, unterscheiden sich aber von den andern dadurch, daß an ihrem distalen Ende stark gefärbte Körnchen liegen. Obwohl es nun nahe liegt, auch diese Körnchen als Brückenkörner zu deuten, so muß doch diese Annahme mit einigem Vorbehalt geschehen, da ich bei *Tarentola* ähnlich gelegene Differenzierungen sah, die sich mehr von den Brückenkörnern unterscheiden und vielleicht als Sinnesstifte aufzufassen sind.

Wie man ersieht, war das Organ auf dem vorliegenden Zustand der Epidermis nur wenig entwickelt und läßt keinen Vergleich mit den Stadien zu, wie sie nach TODARO in Textfig. *C*, S. 153 wiedergegeben sind. Bei der Besprechung der Sinnesorgane von *Tarentola* (s. S. 234) kommen wir nochmals auf einige Einzelheiten zurück.

5. Bindegewebiger Teil der Haut.

Einer Abgrenzung von Schichten im bindegewebigen Teil der Haut bei Reptilien stehen gewisse Schwierigkeiten entgegen, wenn sie über eine Sonderung von Cutis und subcutanem Gewebe hinausgeht. Vielfach treten in der Haut die Chromatophoren sehr deutlich in Schichtenanordnung hervor, wie es z. B. bei *Phelsuma* mit den oberen und unteren Melanophoren und Porphyrophoren der Fall ist. Da diese Elemente nicht an allen Stellen der Haut entwickelt sind — fehlen doch z. B. die Melanophoren bei *Phelsuma* auf der Bauchseite — und da ferner ihre Ausbildung bei verschiedenen Formen nicht unbeträchtlichem Wechsel unterworfen ist, dürfen sie auf eine Berücksichtigung beim Aufstellen einer allgemeinen Schichtenfolge nicht rechnen. Das gleiche gilt von andern Zellformen wie Guanophoren, Fett- und Bläschenzellen. Alle diese werden wir daher nur als Einlagerungen der Haut betrachten, die sich in ihrer Verteilung dem Verhalten der faserigen, bindegewebigen Bestandteile fügen. Aber auch eine Scheidung dieser letzten ist nicht leicht: während hier das Corium deutlich in mehrere Lagen abgesetzt ist, erscheint es dort einheitlicher; was bei

jener Form als mächtige Schicht auftritt, ist bei einer andern kaum aufzufinden, Unterschiede, die nicht zuletzt mit den verschiedenen Formen der Hautelemente zusammenhängen. Dabei ist auch zu bedenken, daß eine Unterscheidung von Schichten im Corium immer etwas gezwungenes hat, da es sich um gleichartige Bildungen handelt, die genetisch ein Ganzes darstellen, dessen Differenzierung vornehmlich nach mechanischen Bedürfnissen erfolgte.

Überall wohl lassen sich im Corium die tief gelegenen, dicht gefügten, parallel geschichteten, derberen Fasermassen, das »straffe Corium«, von den oberflächlichen, lockeren, senkrecht aufsteigenden, zarteren Bindegewebsfasern unterscheiden, die Maurer (1895) als »subepidermoidale Schicht« bezeichnet. Das straffe Corium gibt den Hautelementen Unterlage und Grundmasse; die subepidermoidale Schicht bewerkstelligt die Verbindung von Epidermis und Cutis und gewährt vornehmlich Einlagerungen Raum.

a) Schichten des Corium.

Straffes Corium.

Das straffe Corium von *Phelsuma* läßt bei höchster Differenzierung drei Lagen, eine obere, untere und eine von diesen eingeschlossene Zwischenlage unterscheiden (*K*, *o*, *z*, *u*, Fig. 34, 35, 38, 40, Taf. X). Die beiden ersten sind weit mächtiger als die mittlere und verhalten sich färberisch gleich, jene dagegen ist durch abweichende Färbung ausgezeichnet, kann so gering entwickelt sein, daß sie nur wie die Grenze von oberer und unterer Schicht erscheint (Fig. 35), aber auch als gesonderte Lage deutlich hervortreten (Fig. 34).

Die untere Lage des straffen Coriums (*K u*, Fig. 34, 35, 38, 40, Taf. X) besteht aus fest aufeinander gepreßten, sehr gleichmäßig geschichteten, zur Hautoberfläche parallelen Bindegewebslamellen. Jede Lamelle ist aus gleichlaufenden Fasern zusammengesetzt, die sich intensiv mit Säurefuchsin färben. Von Lamelle zu Lamelle wechselt die Verlaufsrichtung der Fasern so, daß die benachbarter Lamellen sich diagonal überschneiden. Infolgedessen werden auf Schnitten die Fasern schichtenweise wechselnd quer und längs getroffen. Das tritt aber erst bei stärkeren Vergrößerungen hervor, weil auch die Querschnitte, eng aneinander stehend, als Linie erscheinen. Die untere Lage des straffen Coriums ist oft von gleichmäßiger Stärke (Fig. 34, 35, 40, Taf. X), manchmal dagegen verdickt sie sich unter jedem Hautelement (Fig. 38, Taf. X). Gegen die mittlere Lage und gegen die Subcutis ist sie gut abgesetzt und zeigt als Ganzes betrachtet oft einen welligen Verlauf.

Die Zwischenlage des straffen Coriums (*K z*, Fig. 34, 35, 38, 40, Taf. X) färbt sich im Gegensatz zu den beiden andern intensiv mit Pikrinsäure, so daß sie schon bei schwachen Vergrößerungen kenntlich wird. Ihre mächtigste Entwicklung erreicht sie in der Haut des Schwanzes (s. Textfig. *F* S. 223), wo sie den beiden andern an Umfang gleichkommt; für gewöhnlich dagegen tritt sie bedeutend hinter ihnen zurück und kann sogar gänzlich fehlen (Fig. 41, *Phelsuma laticauda* Bauch), so daß das straffe Corium einheitlich erscheint. Sie besteht aus sehr feinen, in der Ebene der Haut verlaufenden Fasern, die sich in der angegebenen Weise färberisch von den übrigen Bindegewebsfasern unterscheiden. Da Spuren gelber Färbung auch zwischen den Fasern bei den andern Schichten zu beobachten sind, wäre es nicht ausgeschlossen, daß die Zwischenlage nur eine besonders starke Anhäufung einer auch sonst vorhandenen, von den roten Fibrillen differierenden Intercellularsubstanz darstellt. Die Anwesenheit der Zwischenlage ermöglicht die Haut in zwei Blätter zu spalten, deren eines die untere Lage des straffen Coriums mitsamt der Subcutis, deren andres die obere Lage, subepidermoidale Schicht und Epidermis umfaßt. Welchen Vorteil man aus diesem Verhalten für die Untersuchung der Haut ziehen kann, ist an andrer Stelle erörtert (s. S. 169).

Die obere Lage (*K.o.*, Fig. 34, 35 u. 38, Taf. X) des straffen Coriums zeichnet sich durch eine lockere und unregelmäßige Schichtung aus, die damit zusammenhängt, daß ihre Fasern zum Teil in die subepidermoidale Schicht einstrahlen. Zwar ziehen auch hier im basalen Teil der in Rede stehenden Lage (Fig. 34) die Schichten der Fläche der Haut parallel, im Schnitt abwechselnd quer und längs getroffen, aber sie lassen sich nicht mehr auf größere Strecken verfolgen. Es beginnt hier ein Durcheinanderflechten der Fasern benachbarter Lamellen, das nach oben zu immer mehr zunimmt. Diese Lage macht gewöhnlich die Hauptmasse des Hautelementes aus; nach oben grenzt sie an die subepidermoidale Schicht.

Wir haben bis jetzt nur der faserigen Bestandteile des straffen Coriums gedacht; von den Zellen lassen sich nur die Kerne nachweisen. Sie sind spärlich zwischen die Fasern eingestreut, erscheinen auf Schnitten meist als Striche, dürften aber großenteils nicht spindelförmig sein, sondern platte Scheiben darstellen, wie ein Vergleich mit Flächenbildern lehrt.

Die geschilderten parallelen Lagen — und überhaupt die ganze Cutis — werden von senkrecht aufsteigenden Faserbündeln (Leydig) durchsetzt. Sie sind bei allen untersuchten *Phelsuma*-Arten vorhanden, aber in sehr wechselnder Zahl, immer häufiger im Corium der Rücken- als der Bauchhaut (*S*, Fig. 34, 35, 38, 41, Taf. X). Am leich-

testen sind sie in der unteren Lage des straffen Coriums nachzuweisen, weil sie durch die Durchkreuzung dieser regelmäßigen Lamellen auffällig hervortreten; in der oberen Schicht dagegen verlieren sie sich für die Untersuchung mit schwächeren Vergrößerungen. Eine genauere Prüfung zeigt, daß sie in die subepidermoidale Schicht eintreten und sich an ihrem Aufbau wesentlich beteiligen (s. u.). Die aufsteigenden Bündel sind entweder einzelne Fasern oder mehr oder minder umfangreiche Bündel von solchen (s. Textfig. *F*, S. 223). Sie verlaufen nicht gerade, sondern etwas geschlängelt. Geht man ihrem Ursprung nach, so ergibt sich, daß sie aus der Cutis selbst stammen (nicht etwa aus der Subcutis) und nichts andres darstellen als Fasern, die vereinzelt aus den wagerechten Lagen rechtwinklig abbiegen und in die Höhe steigen. Dieses Abbiegen erfolgt gewöhnlich in den untersten Lamellen des straffen Coriums (s. Fig. 34, Taf. X), seltener in höheren Lagen, alsdann vor allem dort, wo Nerven oder Gefäße eintreten.

Subepidermoidale Schicht und Epidermis-Cutisverbindung.

Die Faserzüge, welche die subepidermoidale Schicht ausmachen, sind teils die Endstücke der aufsteigenden Bündel, teils Bindegewebsfasern, die an der oberen Grenze des straffen Coriums sich aus diesen lösen und in die Höhe steigen. Beiderlei Fasern verhalten sich gleich: sie streben gegen die Epidermis und setzen an die collagene Grenzlamelle an, welche das Epithel vom Corium scheidet.

In übersichtlicher Weise tritt das Verhalten der subepidermoidalen Schicht an den Bauchschuppen von *Phelsuma madagascariense* schon bei schwacher Vergrößerung hervor (*Sep*, Fig. 35, Taf. X). Unter der Epidermis der Schuppenoberseite breitet sich eine Lage aus, die durch Büschel von Bindegewebe charakterisiert ist, die gleich Pinseln gegen die Epidermis gerichtet sind. Diese Büschel schießen zwischen den Bläschenzellen (*Bz*) hervor, deren Anwesenheit die eigentümlich bogige Begrenzung der subepidermoidalen Schicht bedingt. Die großen, zwischen den Fasern übrigbleibenden gelblichen Räume sind mit Guanophoren erfüllt. Dicht unter der Epidermis zieht ein feiner roter Streifen her, die collagene Grenzlamelle, an welche die Fasern der Pinsel ansetzen. Ganz ähnlich verhält es sich bei den Höckern des Rückens (Fig. 34, 36, Taf. X).

Bei stärkeren Vergrößerungen (Fig. 36, Taf. X) treten die Beziehungen der subepidermoidalen Lage zum straffen Corium und zur Epidermis deutlicher hervor. Man sieht, wie Fasern aus der oberen Lage des straffen Coriums steil aufbiegen, dicht zusammengedrängt

die Lücken zwischen den Bläschenzellen durchsetzen und sich dann zu feineren aufbündeln, die leicht geschlängelt senkrecht zur Epidermis führen und hier in die collagene Grenzlamelle (*L*) übergehen. Die gleichen Verhältnisse zeigt noch deutlicher Fig. 39, Taf. X, welche ein Stück der Epidermis und subepidermoidalen Schicht aus einem Rückenhöcker von *Phelsuma lineatum* wiedergibt. Hier tritt der Ursprung der senkrechten aufsteigenden Fibrillen aus den angrenzenden Lagen des straffen Coriums noch überzeugender zu Tage, weil das Bild durch das Fehlen der Bläschenzellen vereinfacht ist. Gleichzeitig machen sich außer den senkrecht aufsteigenden Fasern noch dünnere, zumeist wagerecht verlaufende bemerkbar, die als Gespinnst die Guanophoren (*G*) umhüllen. Fig. 42 stellt das Gleiche von *Phelsuma laticauda* dar. Bei *Phelsuma madagascariense* waren diese Querverbindungen weniger ausgesprochen.

Den Abschluß der subepidermoidalen Schicht gegen die Epidermis bildet die »collagene Grenzlamelle« (Krauss). Dort, wo sie kräftig entwickelt ist, erscheint sie schon bei schwachen Vergrößerungen als feine rote Linie (Fig. 35, Taf. X), wie an den Bauchschuppen von *Phelsuma madagascariense*; ihre Dicke beträgt hier fast 4 μ. An den Rückenhöckern der gleichen Art ist sie viel feiner und ebenso verhält es sich bei den andern untersuchten Formen. Am einfachsten gestalten sich die Verhältnisse bei geradliniger unterer Begrenzung der basalen Epithelzellen (Fig. 37, Taf. X): die Grenzlamelle bildet eine dünne, mit Säurefuchin stark gefärbte Lage von gleichbleibender Dicke (*L*), die scharf von den Epithelzellen (*E*) abgesetzt ist. Sie zeigt eine undeutliche, ihrer Fläche parallel gehende Streifung, ein Hinweis auf ihre Zusammensetzung aus feineren Fibrillen. An ihrer Unterseite setzen die Fasern (*F*) der »Pinsel« an, indem sie zu schlanken Kegeln anschwellen. In den Kegeln läßt sich eine feine Fibrillierung erkennen. Sehr wahrscheinlich finden diese Fibrillen in die Grenzlamelle umbiegend ihre Fortsetzung. Ja es wäre denkbar, daß überhaupt die Grenzlamelle aus einer Aufsplitterung der emporstrebenden Fasern an der Epidermiscutisgrenze hervorgeht. Dafür sprechen auch bei *Phelsuma laticauda* beobachtete Zustände (Fig. 43, Taf. X). Die basalen Epithelzellen (*E*) sind hier zipfelförmig ausgezogen; an jeden Zipfel einer Epithelzelle schließt sich eine kräftige Faser (*F*) an, die ihn umhüllt und dann allseits weiter in die Grenzlamelle übergeht. Auch hier ist die Sonderung von Epithel und Bindegewebe überall vollkommen; nirgends lassen sich direkte Fortsetzungen oder Übergänge von Epithelfasern in Bindegewebsfibrillen wahrnehmen, sondern die Färbung hört scharf an den Enden der Zipfel auf,

Elastische Elemente.

Die bisher geschilderten faserigen Bildungen der Cutis waren collagener Natur; neben ihnen kommen elastische Elemente in ziemlich reicher Entwicklung vor (Fig. 46, 47, 48, Taf. XI); ich habe sie nur bei *Phelsuma madagascariense* studiert.

An Schnitten, die mit Weigerts Resorzinfuchsin behandelt sind, ist der Unterrand des straffen Coriums von einer dunklen Linie eingesäumt, die sich bei genauer Untersuchung als eine dünne elastische Lamelle (*e. L.*, Fig. 46, 47, Taf. XI) ergibt. Von ihr gehen elastische Fasern (*e. F.*) aus, welche die ganze Dicke der Cutis durchsetzen. An der Abgangsstelle einer solchen Faser wird die elastische Lamelle in der Form eines schlanken Hohlkegels (*K*) in die untere Lage des straffen Coriums eingerefft, eine Folge des Zuges, den die elastischen Fasern auf die elastische Grenzlamelle ausüben. In extremen Fällen (Fig. 47 links, Taf. XI) kommt es dadurch zu starken Einschnürungen an der Unterseite des straffen Coriums.

Die von der Grenzlamelle ausgehenden elastischen Fasern (*e. F.*, Fig. 46, 47, Taf. XI), als Hauptfasern seien sie bezeichnet, streben leicht geschlängelt der Epidermis zu, indem sie die collagenen Lagen senkrecht durchkreuzen. Dabei geben sie seitlich feinere Äste ab, die den Lagen des straffen Coriums parallel verlaufen, teils als Fasern streckenweise zu verfolgen sind, teils, quer getroffen, im Schnitt als Punkte erscheinen. Hier und da läßt sich feststellen, daß die Seitenzweige mit andern Hauptfasern verschmelzen. In der unteren Lage des straffen Coriums scheinen Seitenzweige zu fehlen; hier sind die Hauptfasern oft dünner als in der oberen Lage. Bisweilen beobachtet man (Fig. 46, Taf. XI), daß eine der Hauptfasern sich in der oberen Lage in zwei oder mehr Stücke aufbündelt, die sich später wieder vereinigen.

Das zeugt von ihrer feineren fibrillären Zusammensetzung, die sich in schönster Weise in den Endbüscheln (*Eb*, Fig. 47) offenbart: in der Nähe der subepidermoidalen Schicht angelangt, spalten sich die Hauptfasern in eine Anzahl feinerer Fäserchen auf, die pinselartig auseinanderstrahlen. Bei Anwendung starker Vergrößerungen (Fig. 48, Taf. XI) sieht man, daß diese feinsten Fäserchen (*e. F.*) den Verlauf der Endpinsel der aufsteigenden Stränge (*k. F.*) teilen und in der Gegend der kegelförmigen Anschwellungen endigen. Sie erreichen somit kaum die collagene Grenzlamelle (*L*); in dieser selbst habe ich nie elastische Fasern wahrgenommen; damit erscheint auch ein Zusammenhang zwischen elastischen Fasern und Epithelfasern ausgeschlossen.

Vielfach schließen sich die Hauptfasern den collagenen Fasern der aufsteigenden Bündel an; indessen schien mir, als ob andre auch allein verliefen.

Die Verteilung der elastischen Fasern ist in den dorsalen Höckern ziemlich gleichmäßig; bei den platten Schuppen der Bauchseite dagegen häufen sie sich nach dem Schuppenrand hin.

b) Subcutis.

Die bei *Phelsuma* sehr schwach entwickelte subcutane Schicht (*Sk*, Fig. 35, 38, 40, Taf. X) ist stellenweise kaum nachweisbar; gewöhnlich erscheint sie als eine sehr dünne (höchstens 8 μ) Lage, welche den Zusammenhalt von Haut und Muskulatur bedingt; das intermuskuläre Bindegewebe bildet ihre unmittelbare Fortsetzung.

Histologisch lassen sich in ihr bei starker Vergrößerung zwei Bestandteile unterscheiden, ziemlich feine Fasern und eine Zwischenmasse, die einen körnig wabigen Eindruck macht. Über den feineren Bau der letzten konnte ich hier nicht zu einem abschließenden Urteil gelangen. Es sei erinnert, daß bei *Geckolepis* (Schmidt 1911) in ähnlicher Weise zweierlei Formbestandteile beschrieben wurden, die das Aussehen gröberer und feinerer Fibrillen darboten. Auch bei *Lacerta* sah ich in der Subcutis zwischen gröberen Fibrillen feinere Bildungen, die in einer späteren Mitteilung genau geschildert werden sollen. Hier mag der Hinweis genügen, daß es sich in der Zwischenmasse bei *Phelsuma* um etwas den vorhin erwähnten Verhältnissen ähnliches zu handeln scheint. Die Fasern sind lamellös übereinander geschichtet und lassen bei dichter Lagerung nur wenig von der Zwischenmasse erkennen; sie färben sich mit Säurefuchsin, die Zwischenmasse dagegen mehr mit Pikrinsäure oder Eisenhämatoxylin. Zwischen den Fasern liegen spärlich Kerne, die im Schnitt langgestreckt, in der Aufsicht aber rundlich aussehen, demnach platte Scheiben darstellen.

c) Einlagerungen im bindegewebigen Teil der Haut.

Zwischen den faserigen Elementen des bindegewebigen Teiles der Haut treten als Einlagerungen Melanophoren, Porphyrophoren, Guanophoren, Xanthophoren, Bläschen-, Fett- und Mastzellen auf, die zum Teil und stellenweise Schichten bilden.

Guanophoren, Xanthophoren, Porphyrophoren, Melanophoren haben im Abschnitt über das Farbenkleid eingehende Berücksichtigung erfahren, so daß wir sie hier mit wenigen Worten erledigen können.

Die Guanophoren nehmen den größten Teil des Raumes ein, der zwischen den aufstrebenden Fasern der subepidermoidalen Schicht frei bleibt und bilden so eine gut ausgeprägte Lage, die auf die Oberseite der Hautelemente beschränkt ist, also auf der Unterseite der platten Bauchschuppen und zumeist in den Furchen zwischen den Rückenhöckern fehlt; sie fallen bei von Giesonscher Färbung als eine gelbliche Zone auf (Fig. 34, 35, 36, 38, 40, 41, Taf. X).

Die Schicht der Guanophoren stößt bei den Rückenhöckern nicht unmittelbar an die collagene Grenzlamelle, sondern ist von ihr durch einen mehr oder minder schmalen Raum getrennt, der, bei allen untersuchten Arten vorhanden, am besten bei *Phelsuma madagascariense* beobachtet werden konnte (*X*, Fig. 36, Taf. X). In dieser Zone liegen in mäßigen Abständen Kerne, die meist parallel zur Fläche der Haut abgeplattet sind. Die Abgrenzung der zugehörigen Zellkörper ließ sich nicht erkennen. Die scheinbar einheitliche feinkörnige protoplasmatische Masse färbt sich schwächer mit Pikrinsäure als die Guanophoren. In ihr beobachtet man vereinzelte Körnchen der Porphyrophoren, die sich durch diese Schicht bis zur collagenen Grenzlamelle fortsetzen; die Hauptmasse ihres Pigments reicht allerdings nur bis zur oberen Kante der Guanophorenschicht. Bei den erwähnten (s. S. 204) hellgrünen Exemplaren von *Phelsuma madagascariense* waren in der uns interessierenden Schicht zahlreiche gelbe Körnchen, die so locker lagen, daß sie einzeln unterschieden werden konnten. Sie übertrafen an Größe diejenigen der grobkörnigen Guanophoren, waren nur ganz schwach doppelbrechend, und zeigten bei auffallendem Licht einen matten blauen Schimmer. Sie erwiesen sich als unlöslich in Säuren. Ohne diese Einlagerungen würde ich die Zellen ohne Bedenken Kellers (1895) Xanthophoren beim Chamaeleon homolog erklären, Zellen, die auch von Biedermann (1892, s. o.) beim Frosch festgestellt, über den Guanophoren gelegen und durch den Besitz von gelben Fettröpfchen ausgezeichnet sind. Im Dauerpräparat ist natürlich von einem derartigen Inhalt nichts nachzuweisen[1].

Auch die Porphyrophoren können gehäuft vorkommen, so daß man von einer Schicht derselben sprechen kann, so bei *Phelsuma madagascariense* in den Rückenhöckern (Fig. 36, Taf. X). Auf der Bauchseite dagegen sind sie zu spärlich, als daß von einer besonderen Lage

[1] Thilenius (1896) gebraucht die Bezeichnung Xanthophoren in anderm Sinne, für hellbräunliche Melanophoren (bei *Uromastix*); im Interesse einer eindeutigen Terminologie würde es sich empfehlen, mit Keller unter Xanthophoren Zellen mit einem gelben, an Fett gebundenen Farbstoff zu verstehen.

derselben die Rede sein könnte. Immer liegt ihr Zelleib über der oberen Lage des straffen Coriums dicht unter den Guanophoren; ihre Ausläufer durchsetzen die Guanophoren- und Xanthophorenschicht und reichen bis zur Epidermis. Nie habe ich beobachtet, daß die Körper dieser Zellen in die Guanophorenschicht eingebettet waren, wie es nach den Abbildungen von KELLER (1895) beim Chamaeleon, nach den von THILENIUS (1896) bei *Uromastix* mit den homologen Melanophoren der Fall ist, so daß letzter Autor von einem den Zelleib umhüllenden »Guaninkorb« spricht.

Die Melanophoren finden sich einerseits als »obere« in der oberen Lage des straffen Coriums (centrale und periphere Melanophoren der Rückenhöcker), anderseits als »untere« auf der Unterseite der tiefen Lage, hier als sehr gut ausgeprägte, wenn auch nicht überall vorhandene Schicht.

Bläschenzellen.

Der Bläschenzellen von *Phelsuma* habe ich schon an andrer Stelle gedacht (SCHMIDT 1911). Es handelt sich um die von CARTIER entdeckten, von KERBERT, LEYDIG, TODARO, FRAISSE, SCHMIDT (s. S. 144 u. f.) bei den verschiedensten Geckoniden beschriebenen großen Elemente, die auf den ersten Blick Fettzellen ähneln, sich aber vor allem durch das chemische Verhalten ihrer Einschlüsse unterscheiden.

Die Form dieser Zellen ist mehr oder minder kugelig (Taf. X, Fig. 36 *Bz*, Taf. IX, Fig. 32 *a* u. *b*), ohne Zweifel resultierend aus dem Binnendruck der Zellblase und dem Verhalten der Umgebung (Fig. 36), indem die Bläschen gegenseitiger Pressung und dem Druck des umhüllenden Bindegewebes unterliegen. Ihr Kontur schmiegt sich im Leben sicherlich dem umhüllenden Bindegewebe unmittelbar an, am konservierten Material aber ist die Wand durch Schrumpfung wellig nach innen gebogen und damit von der Umgebung abgehoben. Die Größe der Bläschenzellen beträgt bei *Phelsuma madagascariense* durchschnittlich 20 μ.

Die Zellwand ist als eine derbe Membran entwickelt. Vom Cytoplasma lassen sich in der Regel nur geringe Reste um den Kern herum nachweisen. Im übrigen ist es außerordentlich stark vacuolisiert. Die Vacuolen sind zum Teil vollkommen geschlossene kreisrunde Bläschen (Fig. 33 *a*, unten rechts, Taf. IX); zum größeren Teil aber erscheinen sie nicht ganz voneinander getrennt zu sein, sondern stehen durch Öffnungen der Scheidewände miteinander in Verbindung. Bisweilen sind diese Lamellen durch zahlreiche kleine Durchbrüche genetzt (Taf. X, Fig. 36, oberflächliche Wand der kugeligen Vacuole in der mit

Bz bezeichneten Zelle). So stellt das Cytoplasma dieser Zellen ein System von Kammern mit vielfach durchlöcherten Wänden dar, das mit HEIDENHAIN (1911) als tertiäres Strangwerk zu bezeichnen wäre. Auffällig ist die starke Färbbarkeit dieser Plasmalamellen und -fäden mit Eisenhämatoxylin, ebenso ihr eigentümlich starres Aussehen. Der gewöhnlich in der Mitte, seltener seitlich gelegene Kern erscheint gleichsam durch dieses Wabenwerk im Zellraum aufgehängt; er ist im Verhältnis zum Umfang der Zelle klein, nur 4 μ groß, rundlich, und besitzt deutlichen kugeligen Nucleolus und spärliche, kleine Chromatinbröckchen.

An den für die vorliegende Untersuchung gefertigten Präparaten war von einem Inhalt der Vacuolen nichts zu sehen. Indessen muß hervorgehoben werden, daß ich an anderem Material früher einen solchen feststellte, als eine in Alkohol und Xylol unlösliche, anscheinend ziemlich kompakte Masse. Über seine Natur kann ich mich beim Mangel frischen Materials nur in Vermutungen ergehen. Das morphologische Verhalten dieser Zellen nähert sie sicherlich den Fettzellen. Da der Inhalt aber nach TODARO (s. S. 152) sich nicht mit Osmiumsäure bräunt und wenigstens zeitweise eine vom Fett abweichende Löslichkeit zeigt, so können sie nicht ohne weiteres als Fettzellen bezeichnet werden, und ich möchte vorschlagen, den indifferenten Namen Bläschenzellen bis zur Feststellung der chemischen Natur der Einschlüsse beizubehalten (s. auch SCHMIDT 1911).

Die Bläschenzellen finden sich an der Grenze von subepidermoidaler Schicht und oberer Lage des straffen Coriums (Fig. 36, Taf. X), so daß man zweifelhaft sein kann, welcher von beiden Schichten sie einzurechnen sind; so scheint es in Fig. 34 und 35, Taf. X besser, sie der subepidermoidalen Schicht zuzuzählen, während entgegengesetzt Fig. 38, Taf. X für ihre Zugehörigkeit zur oberen Lage des straffen Coriums spricht. Dieses verschiedene Verhalten hängt mit ihrer wechselnden Menge zusammen; sind sie zahlreich vorhanden, so verdrängen sie das zwischengelegene Bindegewebe bis auf geringe Reste, vornehmlich bis auf die senkrecht aufsteigenden Fasern, und damit nimmt die betreffende Stelle mehr das Aussehen der subepidermoidalen Schicht an. Kommen sie dagegen nur vereinzelt vor, so verändern sie die wagerechte Schichtung der Coriumlagen so wenig, daß deren ursprünglicher Charakter erhalten bleibt. Immer aber sind sie auf die obere Lage des straffen Coriums beschränkt; die untere ist stets frei davon. Während so ihre Grenze nach unten nicht scharf festzulegen ist, reichen sie gegen das Epithel hin nie höher als bis zur Guanophorenschicht (bzw. zu den Porphyrophoren). Gewöhnlich liegen sie in einfacher, selten

zweifacher Lage, so vor allem in den Bauchschuppen (Fig. 35, 41 *Bz*, Taf. X); in den hochgewölbten Höckern des Rückens, in denen sie mehr gegen die Tiefe der Haut vordringen (Fig. 38, 40, Taf. X) sind sie mehrfach übereinander geschichtet und füllen in beträchtlichem Maße den Raum des Tuberkels.

Fettgewebe.

Anhäufungen von Fettzellen finden sich sehr regelmäßig zwischen unterer Lage des straffen Coriums und der Subcutis (*Fz*, Fig. 35, 38, 40, 41, Taf. X); hier dienen sie als eine Art von Füllgewebe (Fig. 35, 38, Taf. X): da die Subcutis geradlinig verläuft, während das straffe Corium unter dem Hautelement sich in die Höhe wölbt, entsteht ein von faserigem Bindegewebe freier Raum, den eben die Fettzellen einnehmen. Außerdem treten sie gelegentlich in der Zwischenlage des straffen Coriums auf und können deren Umfang beträchtlich vergrößern (s. Textfig. *F*, S. 223).

Die Fettzellen haben große Ähnlichkeit mit den Bläschenzellen, unterscheiden sich abgesehen vom Inhalt (s. o.) durch die periphere Lage des Kernes.

Mastzellen.

Mastzellen, die ich bei andern Sauriern (*Voeltzkowia*, *Geckolepis*) fand, konnte ich hier nicht mit gleicher Sicherheit feststellen. Aber es scheint mir, daß für gewisse Zellen mit körnigem Inhalt in der subcutanen Schicht und zwischen dem Fettgewebe keine andre Deutung übrig bleibt.

d) Blutgefäße und Nerven.

Zwischen der subcutanen Schicht und der unteren Grenze des straffen Coriums liegt ein Geflecht von Nerven und Blutgefäßen, das man am besten zu Gesicht bekommt, wenn man die Haut in der Zwischenlage des straffen Coriums spaltet und die untere Lage mit Delafields Hämatoxylin gefärbt als Totalpräparat untersucht. Da sieht man, daß die Nerven und Blutgefäße, zunächst gemeinsam, ein Netz von wechselnder Form und Größe der Maschen bilden, das schon bei Lupenvergrößerung kenntlich wird. Von den gröberen, etwa 80 μ dicken markhaltigen Nervenfasern gehen nun noch feinere ab, welche die Maschen des ersten Netzes mit noch engerem Geflecht ausfüllen.

Das Geflecht gibt unter der Mitte eines jeden Hautelementes einen Zweig in die Höhe ab, der Nerven (*N*) und Blutgefäße (*B*) enthält

(Fig. 34, Taf. X); oft von Pigmentzellen begleitet, durchbricht er senkrecht die Cutis und gelangt bis an die subepidermoidale Schicht. Hier scheint eine wenig reiche Verästelung einzutreten, die sich vornehmlich nach dem distalen Schuppenrand ausbreitet (Fig. 35, Taf. X).

e) Anteil der Schichten am Aufbau der Hautelemente.

Abgesehen von der Subcutis können sich alle Schichten der Haut an den Erhebungen beteiligen, welche die Hautelemente darstellen, Das geschieht aber in sehr verschiedenem Maße je nach der Form der Schuppenbildungen. An den flachen Höckern des Rückens, bei denen der bilaterale Bau eben ausgeprägt ist (Fig. 34, Taf. X) füllen die subepidermoidale Schicht und ein kleiner Teil der oberen Lage des straffen Coriums den Schuppenkörper. Aber schon bis zur unteren Lage hin läßt sich ein Aufsteigen der Faserlagen nach der Mitte des Höckers wahrnehmen, während die untere Lage selbst unmerklich von der Bildung des Tuberkels in Mitleidenschaft gezogen wird. Bei zunehmender Verlagerung des Erhebungscentrums der Schuppe nach hinten (Fig. 38, Taf. X) tritt der Anteil der subepidermoidalen Schicht an der Bildung der Erhebung schon zurück gegenüber der oberen Lage des straffen Coriums, die weitaus das meiste Material für den Höcker liefert. Gleichzeitig wird auch die untere Lage des straffen Coriums unter dem Höcker in die Höhe gezogen, so daß zwischen ihr und der an der Muskulatur haften bleibenden Subcutis ein Raum entsteht, den Fettgewebe einnimmt. Den Übergang zwischen diesen beiden Fällen stellt ungefähr Fig. 40 dar. Ganz ähnlich verhält es sich bei den flachen Schuppen der Bauchseite (Fig. 35, Taf. X); auch hier können die tieferen Hautlagen zur Bildung des Schuppenkörpers herangezogen werden. Besonders eigen ist diesen flachen Schuppen aber die Ausbildung eines Stranges, der sich etwa in ihrer Mitte von der oberen Lage des straffen Coriums abzweigt und zum distalen Schuppenrand verläuft (Fig. 35, 41, Taf. X). Unter ihm tritt eine Lockerung der regelmäßig geschichteten Lagen ein.

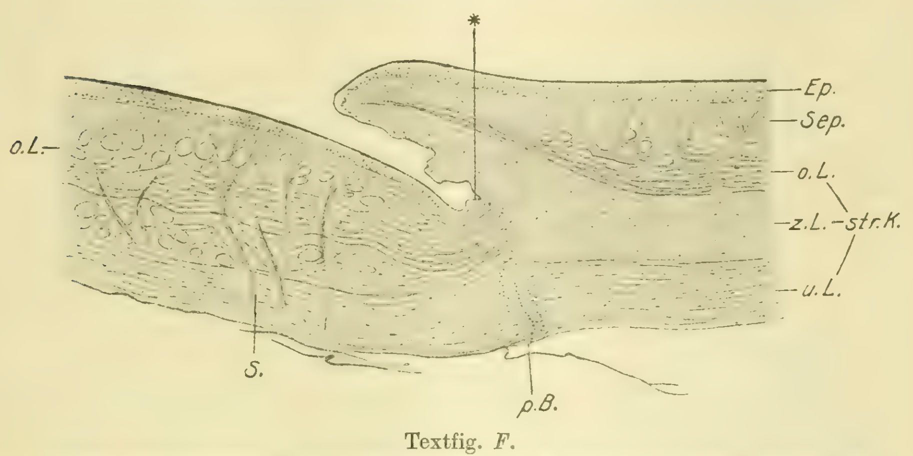
f) Präformierte Bruchstellen in der Haut des Schwanzes.

Daß und wie die präformierten Bruchstellen in der Haut des Schwanzes äußerlich sichtbar sind, wurde schon früher angeführt (s. S. 172).

Aus Schnitten (Textfig. *F*, *Phelsuma mad.*; Haut von der Ventralseite des Schwanzes) ergibt sich, daß in der Epidermis keine vorgebildeten Rißstellen vorhanden sind. Sie wird ja auch in den Furchen

zwischen den Höckern, bzw. im Schuppenwinkel zersprengt (* in der Abbildung), wo sie aufs äußerste verdünnt ist.

Dagegen finden sich in der Cutis eigenartige Strukturen, die als Verlötungsstellen der Cutisplatten benachbarter Ursegmente aufzufassen sind (W. J. Schmidt 1910) und den glatten Bruch ermöglichen. Vor allem in der unteren Lage des straffen Coriums, die dem Zerreißen den größten Widerstand entgegensetzen würde, sind sie kenntlich (*p. B.*, Textfig. *F*): in einer etwa 80 μ breiten, die Bindegewebslage senkrecht durchschneidenden Zone erscheint die



Textfig. *F*.

Phelsuma madagascariense: Schnitt durch den Hinterrand und die Wurzel zweier Schuppen auf der Ventralseite des Schwanzes, die eine präformierte Bruchstelle zwischen sich einschließen. *Ep.*, Epidermis; *Sep.*, subepidermoidale Schicht; *o.L.*, *z.L.*, *u.L.*, obere, Zwischen- und untere Lage des straffen Coriums (*str.K.*); *S*, perforierende Stränge; *p.B.*, präformierte Bruchstelle; *, Stelle, an welcher die Epidermis zerrissen wird. Vergr. 78fach.

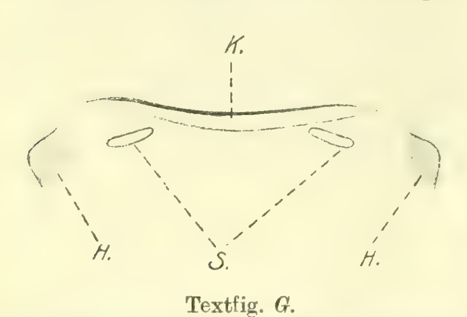
regelmäßige Schichtung der Fasern unterbrochen. Diese Stelle ist gegen ihre Umgebung beiderseits durch eine Anhäufung von Zellkernen abgegrenzt, die eine Reihe bilden. Eine schmälere und noch besser ausgeprägte Reihe von Zellkernen zieht mitten durch sie. Auch in den darüber gelegenen Schichten der Haut läßt sich diese Kernanhäufung, aber nur in einer einzigen Reihe, bis zum Epithel hin verfolgen. Während die erwähnte Zone der unteren Lage des straffen Coriums bei schwachen Vergrößerungen anscheinend homogen ist, erkennt man bei starken, daß sie aus sehr feinen Bindegewebsfasern besteht. Untersucht man eine solche Bruchstelle der unteren Lage am Flächenpräparat, so liegt ein Bild vor, das in allen wesentlichen Zügen dem seinerzeit von mir für *Voeltzkowia* gegebenen (Schmidt 1911, Taf. XXIV, Fig. 36 u. 37) entspricht, auf das hier verwiesen sein mag. Dort stellte ich fest,

daß der Riß in der mittleren Kernreihe erfolgt, während die seitlichen zur Bildung eines festeren Saumes führen, der ein Einreißen in andrer Richtung als in der Trennungslinie vereitelt.

Im übrigen wird das Zerreißen der Haut des Schwanzes auch schon dadurch erleichtert, daß die obere Lage des straffen Coriums von Schuppe zu Schuppe unterbrochen wird, indem die mächtig entwickelte Zwischenlage sich in den freien Schuppenrand einschiebt (s. Textfig. *F*). Damit sind übrigens Verhältnisse gegeben, wie sie bei *Geckolepis* am ganzen Körper wiederkehren, und die zum Teil die lockere Befestigung der Schuppen im Integument jener Form bedingen (W. J. Schmidt 1911).

g. Cloakensäckchen und Sperrknochen des Peniskanals.

Bei Männchen und Weibchen der mir vorliegenden *Phelsuma*-Arten finden sich hinter der Cloakenspalte zwei kleine Schlitze, deren auch Boulenger gedacht hat; es sind Ficalbis Cloakensäckchen (s. S. 156). An Textfig. *G* ist ihre Lage zur Cloakenspalte (*K*. und den nur beim Männchen (s. S. 174 vorhandenen Höckern *H*.) zu ersehen: man sieht zwei kleine, schmale Öffnungen (*S*.), deren Längsrichtung nicht der Cloakenspalte parallel verläuft, sondern die mit ihren äußeren Enden etwa nach hinten weisen; ihre Entfernung ist etwas geringer wie die Breite der Cloakenspalte.



Textfig. *G*.

Phelsuma dubium ♂: Lageverhältnis von Cloakenspalt (*K*), Cloakensäckchen (*S*) und Höckern (*H*). Vergr. ungefähr 7fach.

Bei *Phelsuma madagascariense*, *Ph. lineatum* und *Ph. dubium* ist die Länge der Spalten beim Männchen größer als beim Weibchen. Sie betrug beispielsweise bei *Ph. madagascariense* beim Männchen 1 mm, beim Weibchen wenig mehr als 0,5 mm. Von *Phelsuma laticauda* stand mir nur ein einziges, männliches Exemplar zur Verfügung; die Größenverhältnisse der Spalten in beiden Geschlechtern dürften sich aber nach den Erfahrungen bei den übrigen Species ähnlich verhalten. Außerdem erscheint die Öffnung bei den Männchen mehr spaltförmig (Textfig. H_1) bei den Weibchen weiter und mehr eingesunken (Textfig. H_2). Dieser Unterschied hängt damit zusammen, daß der Hinterrand der Spalte beim Männchen mehr oder minder als vorgewulstete, höcke-

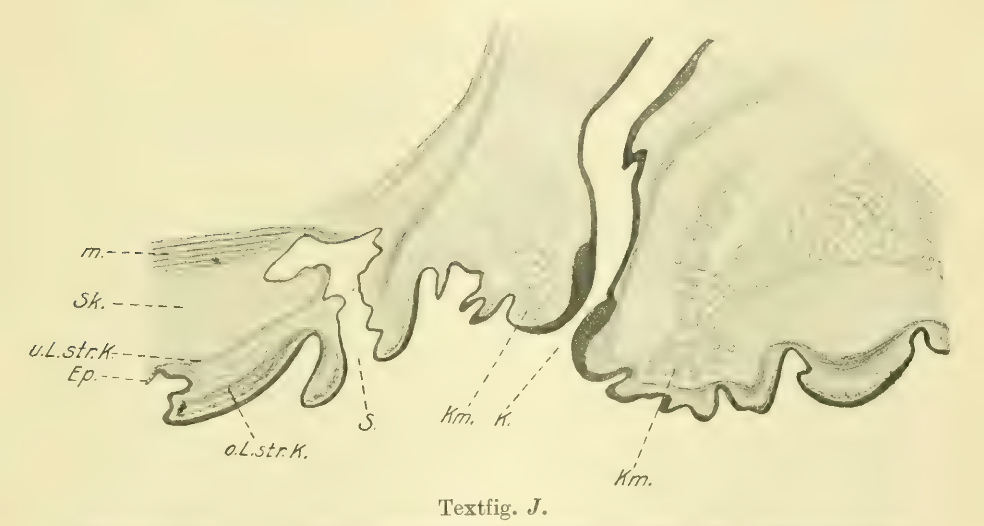
rige Lippe auftritt (Textfig. H_1), indem die Innenwand des Säckchens zutage kommt, dessen Mündung der Spalt darstellt.

Umfang und Form des Säckchens ergibt sich aus einem Längsschnitt (Textfig. *J*). Das Säckchen (*S*) ist eine Einstülpung der Haut



Textfig. H_1 und H_2.
Phelsuma dubium. 1. Cloakensäckchen des ♂, 2. des ♀. Vergr. ungefähr 20fach.

zwischen zwei Schuppen, an der sich zwei Teile unterscheiden lassen, ein senkrecht zur Haut verlaufender Eingangskanal von einer Durchschnittsweite von 80 μ und ein gegen diesen rechtwinklig an-



Textfig. *J*.
Phelsuma lineatum ♀. Längsschnitt durch die Cloakengegend. *K.*, Cloake, *Km.*, Cloakenmuskulatur; *S.*, Cloakensäckchen; *M.*, an das Cloakensäckchen ansetzende Muskulatur; *Ep.*, Epithel; *o. L.*, *str. K.*, obere Lage des straffen Coriums; *u.L.str.K.*, untere Lage desgl. Vergr. 42fach.

gesetzter, nach hinten umbiegender, also mit der Haut parallel verlaufender Abschnitt; die Länge des letzten, der im Schnitt nicht in voller Ausdehnung erhalten ist, beträgt 400 μ bei dem abgebildeten weiblichen Exemplar von *Phelsuma lineatum*.

Die epitheliale Auskleidung des Säckchens zeigt keine wesent-

liche Abweichung von dem übrigen Integument; sie ist nur viel dünner, besteht aus einer Lage von Zellen des Stratum Malpighii, über dem stellenweise abgeplattete Kerne, überall wenige dünne Hornlamellen sichtbar sind. Die äußerste dieser Lamellen trägt »die Cuticularhärchen«, die auch sonst die freie Fläche des Integuments auszeichnen; sie ist nicht glatt, sondern in vielen kleinen Buckeln vorgewölbt.

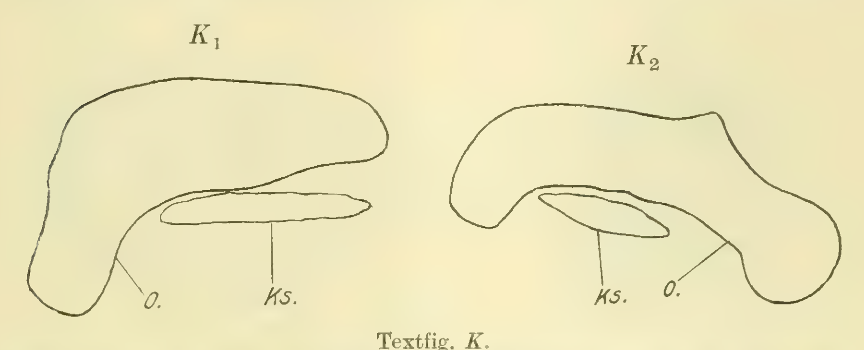
Von den übrigen Schichten der Haut beteiligt sich an der Bildung des Säckchens nur die untere Lage des straffen Coriums (*u.L.str.K.*), welche die epidermoidale Auskleidung als dünne Bindegewebshülle umgibt. Die obere Lage des straffen Coriums dagegen wird nicht wie jene vom Säckchen ausgebuchtet sondern durchbrochen. Beide Schichten sind hier durch die mächtig entwickelte Zwischenlage, die zahlreiche Fettzellen enthält, weiter voneinander abgehoben.

Vom Boden des Säckchens verläuft ein Bündel dünner quergestreifter Muskelfasern nach hinten (*M*). Sollten sie hier wirklich ihre Ansatzstelle haben, dann würde bei ihrer Kontraktion eine Vertiefung des Cloakensäckchens, bzw. ein Einziehen des ausgestülpten Organs eintreten. Daß ein Ausstülpen bis zu gewissem Grade denkbar ist, scheinen mir die vorgewulsteten Lippen anzudeuten.

Damit nähern wir uns der Frage nach der Funktion des Cloakensäckchens. Die unveränderte Beschaffenheit seiner epithelialen Auskleidung gegenüber der Epidermis der Körperoberfläche könnte zur Ansicht führen, es handle sich um eine in Reduktion begriffene Bildung. Indessen wäre ja nicht ausgeschlossen, daß zur Brunstzeit eine Degeneration von Epithelzellen nach Art des Vorgangs in den Schenkelporen einträte und dabei eventuell Riechstoffe erzeugt würden, die zur Anlockung der Geschlechter führen. Eigenartig ist, daß nach Wiedersheim (s. S. 145) bei *Phyllodactylus* nur das Männchen Cloakensäckchen hat. Möglicherweise ist daher die kleinere Ausbildung des Organs beim Weibchen von *Phelsuma* als Beginn der Rückbildung aufzufassen. Es scheint sich um eine bei den Geckoniden weiter verbreitete Einrichtung zu handeln; auch bei dem den Geckoniden nahestehenden *Uroplates fimbriatus* finde ich sie.

Hier mögen noch einige Notizen über den zweiten von Wiedersheim (s. S. 145) bei *Phyllodactylus* entdeckten nierenförmigen Knochen, den Sperrknochen des Peniskanals will ich ihn bezeichnen, Platz finden, obwohl er kein Hautknochen ist, sondern unter der Haut liegt. Auch er scheint nicht nur bei dieser Art oder diesem Genus vorzukommen, sondern manchen Geckoniden eigen zu sein; finde ich ihn doch sowohl bei *Phelsuma* als auch bei *Tarentola*. Seine Form und

Lagebezeichnung zur Cloakenspalte gibt Textfig. H_1 für *Phelsuma madagascariense*, H_2 für *Phelsuma dubium* wieder. Daß es sich trotz der Formanpassung um eine von dem Cloakensäckchen unabhängige Bildung handelt, geht daraus hervor, daß er dem Weibchen fehlt, das aber, wie oben gesagt, ein, wenn auch kleineres Cloakensäckchen besitzt. Seine Funktion scheint mir WIEDERSHEIM richtig gedeutet zu haben mit der Annahme, er presse durch Muskelwirkung bei ausgestülptem Penis den Rutenkanal zusammen, versperre dem Penis so den Rückweg und verleihe ihm dadurch Halt.



Textfig. *K*.

Sperrknochen (*O*) des Penis; 1 rechter von *Phelsuma madagascariense*, 2. linker von *Phels. dubium*; *Ks*., gibt die Lage der Öffnung des benachbarten Cloakensäckchens an. Vergr. 25fach.

D. Das Integument von Tarentola.

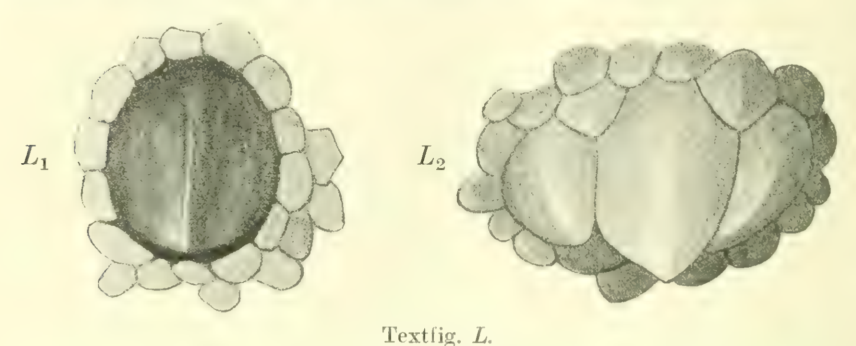
Entgegen der Haut von *Phelsuma* ist, wie aus dem Abschnitt Historisches (s. S. 142) hervorgeht, das Integument von *Tarentola mauritanica* schon oft untersucht worden. So kann ich mich denn in der Darstellung kürzer fassen, zumal auch manches bei *Phelsuma* Gesagte wiederholt werden müßte.

1. Hautrelief.

Nach SOKOLOWSKY (1899) bilden unregelmäßig große Körnerpapillen die Grundlage der Haut des Rückens. Auch diese Behauptung SOKOLOWSKYS (vgl. S. 158) zeigt, daß die Form der Hautelemente sicher nur an Schnitten erkannt werden kann; solche ergeben aber, daß die Körner nicht radiärsymmetrische sondern bilaterale Hautelemente sind (Fig. 56, Taf. XII), Schüppchen, die cranial langsam ansteigen, distal ziemlich steil und sogar etwas überhängend abfallen. Auch OTTOS (1908, Textfig. 25) Bild läßt das unzweifelhaft hervortreten, obwohl er im Text von polygonalen Hornschildern spricht.

Zwischen diesen Schüppchen machen sich nun »stark ausgeprägte,

gekielte Zapfenpapillen« bemerkbar, die »dornartig abstehen« (SOKOLOWSKY). Unsre Textfig. L_1 gibt ein solches Hautelement wieder. Es sind Gebilde mit kreisförmiger oder elliptischer Basis, welche an Durchmesser die kleineren Elemente wohl ums zehnfache übertreffen mögen. Wie jene steigen sie cranial langsam an und fallen distal, ungefähr senkrecht, ab, wie auch der Schnitt (Fig. 57, Taf. XII) beweist. Median verläuft auf ihnen ein stark ausgesprochener Kiel, der etwa im ersten Drittel beginnt und bis zum höchsten Punkt, dem Hinterrand, reicht; an seiner Bildung sind Epidermis und Cutis beteiligt.



Textfig. *L*.
Tarentola mauritanica: Große Hautelemente 1 von der Mitte, 2 von den Seiten des Rumpfes.

Diese eigentümlichen Schuppengebilde sind auf dem Kopf, gleichsam noch in Entwicklung begriffen, vorhanden. Seine Oberseite ist abgesehen von den beschilderten Lippen mit flachkuppeligen, polygonalen Schildern bedeckt, die an Größe den Zapfenhöckern des Rückens nahestehen und meist gleich diesen Kiele tragen. Ihr Übergang in die großen Rückenhöcker läßt sich schrittweise verfolgen. Zwischen den großen Schildern des Kopfes liegen zerstreut kleinere, welche in den entsprechenden des Rückens ihre Fortsetzung finden.

Nach den Seiten des Körpers zu erfahren die großen Höcker des Rückens eine weitere Komplikation ihres Baues (Textfig. L_2), deren SOKOLOWSKY mit den Worten Erwähnung tut, »daß sich die Körnerpapillen, welche die Zapfenpapillen umgeben, gleichfalls in Form eines Kranzes zapfenartig erheben und um dieselben stellen, sie zwischen sich fassend«. Wie unsre Abbildung erkennen läßt, treten mehrere dicht beieinander gelegene Zapfenhöcker zur Bildung eines zusammengesetzten Hautelementes in nähere Beziehung miteinander. Einem mittleren »Haupthöcker« sind seitlich kleinere angegliedert, wie jene mit Kielen versehen. Um sie herum vermitteln größere, ebenfalls noch gekielte Schüppchen den Übergang zur Umgebung, vielfach wallartig

gegen sie abgesetzt. So kommt ein sehr breites, zusammengesetztes Gebilde zustande. Oft kann man auf den großen Höckern von der Basis zur Spitze zusammenstrahlende Riefen beobachten.

Die geschilderten großen Elemente des Rückens stehen in Längs- und Querreihen; jede Querreihe entspricht einem Segment (einer Rippe). Das tritt am schärfsten im Schwanzabschnitt hervor. Jedes Hautsegment zeigt hier dorsal kleine lanzettförmige, gekielte Schüppchen, deren Größe von vorn nach hinten zu im Segment zunimmt und in den großen, den Rückenhöckern entsprechenden, aber mehr dornförmigen, am Hinterrand angeordneten Elementen seinen Höhepunkt erreicht. Nach dem Schwanzende zu verschwinden die Höcker allmählich.

Abgesehen von den Unterkieferschildern trägt die Ventralseite platte, in diagonalen Reihen angeordnete Schüppchen mit gerundetem hinteren Rand. Sie sind am kleinsten in der Kehlgegend, am größten am Bauch. Hier decken sie sich etwas in cranio-caudaler Richtung, wie aus Fig. 58, Taf. XII hervorgeht; auch eine seitliche Deckung besteht in geringem Maße.

Die Unterseite des Schwanzes ist mit platten, hier und da querverbreiterten Schuppen bedeckt.

Die Beschuppung der Extremitäten ähnelt dorsal derjenigen des Rückens; der Unterarm der Vorderextremität trägt die großen Höcker in der einfacheren Form, wie sie in der Mitte des Rückens ausgebildet sind, Ober- und Unterschenkel der hinteren Gliedmaße dagegen mehr die zusammengesetzten. Im übrigen sind die Extremitäten dorsal mit platten, stark gekielten Schuppen besetzt; ventral nähert sich ihr Hautrelief dem der Bauchseite.

Dem regenerierten Schwanz fehlen die Querreihen der Tuberkel und die Abgrenzung der Hautsegmente.

Schenkel- oder Analporen fehlen; dagegen findet sich hinter der Cloakenspalte bei beiden Geschlechtern ein auch von Boulenger (1885) erwähntes Paar von Schlitzen, die Cloakensäckchen, die Ficalbi (s. Histor. S. 156) hier zum ersten Male genauer untersucht hat.

Boulenger schließt seine Charakteristik des Genus *Tarentola* mit dem Satze: »I am not able to distinguish the sexes externally«. Bei dem mir vorliegenden männlichen Exemplare findet sich an der Schwanzwurzel, ventral, seitlich und etwas hinter der Cloakenspalte jederseits eine Vorwölbung, welche an die bei *Phelsuma* geschilderten Höcker erinnert (s. S. 174); sie ist weniger ausgeprägt wie dort, stimmt aber mit jener darin überein, daß es sich um eine Gruppe weniger kuppeli-

ger Schuppen handelt, die aus der Umgebung hervortritt. Vielleicht dürfte ein reichlicheres Material sicherstellen, daß hiermit ein Geschlechtsmerkmal gegeben ist.

2. Farbenkleid.

Boulenger (1885) schildert die Färbung von *Tarentola mauritanica* folgendermaßen: oben graubraun, mehr oder weniger ausgeprägt marmoriert mit helleren und dunkleren Flecken; ein mehr oder minder deutlicher dunkler Streifen jederseits am Kopf durchs Auge.

Die beiden mir vorliegenden erwachsenen Exemplare verhalten sich ziemlich abweichend: das Weibchen ist einfarbig graubräunlich auf dem Rücken, auf der Bauchseite weiß; das Männchen erscheint viel dunkler, auf dem Rücken schwärzlich, mit hellen medianen Flecken; sein Schwanz ist abwechselnd hell und dunkel gebändert, seine Unterseite weißlich mit bräunlich-schwarzen Tupfen.

Schon Vallesnieri erwähnt 1750 (zitiert nach von Rynberk 1906), daß der Gecko einen allenfalls wenig ausgesprochenen aber deutlichen Farbenwechsel zeigt, eine Behauptung, die Leydigs (s. S. 146) und Gadows (1909) Beobachtungen bestätigen; auf ihn müssen wir den Unterschied zwischen den beiden eben beschriebenen Exemplaren zurückführen: bei dem ersten ist das Melanophorenpigment in die Tiefe der Haut zurückgezogen, bei dem zweiten dagegen war eine extreme periphere Verteilung der Melaninkörnchen in den Ausläufern vorhanden, wie eine Prüfung dieser Verhältnisse zeigte.

Bei der Untersuchung eines Totalpräparates der Rückenhaut lassen sich nach Entfernung der Guanophoren mit Säuren drei nach Lage, Form und Färbung verschiedene Arten von Melanophoren unterscheiden, der Epidermis, der Subepidermis und den tieferen Lagen des straffen Coriums und der Subcutis angehörige.

Von diesen sind die epidermoidalen Melanophoren die kleinsten; sie erscheinen hellbräunlich im Totalpräparat. Aus Schnitten geht hervor, daß sie in der Malpighischen Schicht und zwar in der Höhe der basalen Cylinderzellen gelegen sind und ihre Ausläufer in die Zelllücken des Epithels entsenden. Der immer nur in Einzahl vorhandene Kern dieser Zellen ist ziemlich groß und rundlich; die Pigmentkörnchen sind spärlich. Bisweilen begegnet man diesen Zellen dicht unterhalb der Epidermis, indem der Körper noch in der Cutis, die Ausläufer schon in der Epidermis sich befinden. Sie zeigen an, wie sich in embryonaler Zeit die Einwanderung der Chromatophoren ins Epithel vollzogen haben mag. Epidermoidale Chromatophoren sind von zahl-

reichen Eidechsen bekannt (vgl. KERBERT 1876, TODARO 1878, MAURER 1895, THILENIUS 1896, KRAUSS 1905). Bei *Tarentola* kommen sie nur in der Haut des Rückens vor.

In der subepidermoidalen Schicht liegen große schwarze Melanophoren (*M*, Fig. 56, 57, Taf. XII), deren rundlicher Zellkörper (Fig. 54*a*, Taf. XII) nach oben hin zahlreiche verästelte Ausläufer entsendet, die bis zur Epidermis reichen. Diese Zellen sind stark mit dunkelbraunen Pigmentkörnchen erfüllt, die viel größer sind als in den Melanophoren der Epidermis. Der infolgedessen schwer nachweisbare Kern — ob mehrere vorhanden sind, konnte ich nicht feststellen — liegt in der Basis der Zelle ganz wie in den Porphyrophoren von *Phelsuma*, denen die hier besprochenen Elemente wohl gleich zu setzen sind. Die Melanophoren der subepidermoidalen Schicht sind zahlreich auf der Rückenseite, kommen ventral aber nur zerstreut, vornehmlich in der Kehlgegend und an den Seiten des Bauches vor.

Sehr hübsche und eigenartige Bilder zeigten diese Melanophoren in der Kehlgegend bei den verschiedenen Zuständen der Pigmentverteilung (Fig. 54). Bei peripherer Anordnung des Pigmentes (*c*) erscheinen die Zellen als hellbräunliche, reichverästelte Gebilde (die Figur stellt nicht einmal einen extremen Fall dar!). Wird das Pigment in der Mitte zusammengeballt, so kann die Entleerung der Ausläufer unregelmäßig vor sich gehen (*b*), derart, daß einige nur noch ganz kurze Strecken sichtbar sind, während die andern noch viel weiter Pigmentkörnchen, allerdings in geringer Zahl, enthalten. Sonderbar ist, daß die Ausläufer vielfach nicht gerundet, sondern quer abgeschnitten zu enden scheinen. Manchmal ist dort, wo pigmentreicher und pigmentarmer Teil eines Astes aneinander stoßen, eine bedeutende Verschmälerung des Querschnittes am letzten sichtbar, die auf die Verminderung des Volumens durch die abgeströmten Körnchen zurückzuführen ist. Sehr instruktiv zeigen die Figuren auch, wie mit der zunehmenden Übereinanderlagerung der Pigmentkörnchen die Farbe der Zellen aus Hellbraun in Schwarz übergeht.

Die dritte Art von Melanophoren liegt unter den Verknöcherungen im straffen Corium und auch in der Subcutis. An Querschnitten durch die Haut ist nicht viel an ihnen zu erkennen, da sie sehr stark abgeplattet sind. Am besten untersucht man sie an Totalpräparaten der Haut, die die Innenfläche dem Objektiv zukehren. Die Zellen besitzen nur spärliche Pigmentkörnchen und erscheinen daher hellbraun. Ihr Zellkörper ist klein, ihre Ausläufer sind im Verhältnis dazu groß und passen sich in ihrem Verlauf ersichtlich der

Faserrichtung des umgebenden Bindegewebes an. In manchen der Zellen ist die Sphäre als ein kleiner heller Punkt, umgeben von einer Ansammlung von Pigmentkörnchen, deutlich erkennbar. Die Zellen liegen stellenweise sehr dicht und scheinen mit ihren Ausläufern zu einem Netz zu verschmelzen.

Tarentola gewährt infolge der außerordentlich dichten Schichtung des Guanins keinen Einblick in die Formverhältnisse der Guanophoren. Dorsal, wo sich die Guanophoren auch zwischen den Schuppen vorfinden, zeigt das Guanin bei auffallendem Licht gelblichweiße Farbe. Durchfallende Beleuchtung ist selbst an aufgehellten Hautstücken bei der dichten Lagerung kaum zu erzielen; die Farbe wird alsdann schmutzig graubraun. Die Bauchseite erscheint durch die Guanophoren weiß mit gelblichem Schimmer, bei durchfallender Beleuchtung schmutzig gelblich-braun. Weder auf der Rücken- noch auf der Bauchseite kamen, sei es bei durchfallendem oder auffallendem Licht, rote, gelbe, blaue usw. Farben zur Beobachtung. Vielmehr verhalten sich die Zellen wie die Leucophoren von *Phelsuma* und sind wie diese durch eine sehr grobe Körnung ausgezeichnet. Es ist somit nicht von der Hand zu weisen, daß das Auftreten der Spektralfarben an eine bestimmte Größe der Guaninkörnchen gebunden ist (s. *Phelsuma*, S. 195). An Schnitten bieten sich die Guanophoren ähnlich wie bei *Phelsuma* dar und hier ist im basalen Abschnitt der Zellen der Kern nachweisbar (Fig. 55, Taf. XII); nach dem Epithel zu entsendet der basale Zellteil verästelte Ausläufer.

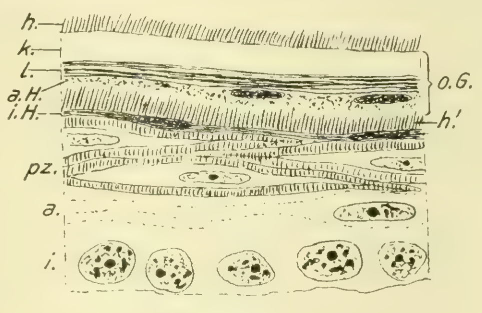
Bei hinreichend langer Einwirkung von Säuren wird der Guaninkalk vollkommen gelöst und man erhält dann sehr brauchbare Präparate zum Studium der vorstehend erörterten Melanophoren. Bei einigen Schnittpräparaten, in denen die Verknöcherungen entkalkt waren, blieben stellenweise die Guanophorenkörnchen erhalten, ein Verhalten, das ich bei *Phelsuma* nie antraf.

Das Farbenkleid des Geckos ist somit viel einfacher als das von *Phelsuma;* die Grundfarbe wird von den Guanophoren geliefert und erscheint je nach dem Expansionszustand der Melanophoren der subepidermoidalen Schicht heller oder dunkler; indem diese an umgrenzten Stellen in Tätigkeit treten, bewirken sie die dunklen Zeichnungen auf dem helleren Grund. Die unter den Verknöcherungen gelegenen Melanophoren spielen wegen ihrer tiefen Stellung in der Haut keine Rolle beim Farbenwechsel.

3. Epidermis.

Obwohl mein Material nicht so reichhaltig ist, um die detaillierten Angaben Todaros über den Häutungsvorgang nachzuprüfen, kann ich doch einige Mitteilungen über die Epidermis im allgemeinen nicht unterdrücken, die zur Klarlegung des Baues der Sinnesorgane nötig sind. Die nachfolgenden Angaben beziehen sich auf ein junges in Eisessigsublimat konserviertes Tierchen von etwa 5 cm Länge.

Textfig. *M* gibt einen etwas schematisierten Schnitt durch die Epidermis (einer Bauchschuppe) wieder, die kurz vor dem Abwerfen der oberen Epidermisgeneration (*o. G.*) steht. Das Stratum Malpighii besteht aus einer einfachen, basalen Zellage (*i.*) mit kugeligen Kernen, in der die Abgrenzung der einzelnen Zellen nicht deutlich war, und einer äußeren Lage (*a.*), die ein- bis zweischichtig ist; in ihr sind die Zellen schon stark abgeplattet, wie aus den langgestreckten Kernen hervorgeht. Hier werden auch die Zellgrenzen als feine, durch die Brückenkörner bedingte Punktlinien sichtbar. Alsdann folgen nach außen etwa zwei Schichten platter Zellen (*p.Z.*), in denen der Verhornungsprozeß schon stark eingesetzt hat: die Zellen besitzen scheinbar sehr dicke Wände, die nichts andres sind als der in Keratin umgewandelte periphere Teil des Zelleibes, verhorntes Exoplasma, um mit Studnička zu reden. Diese Schicht hebt sich besonders an Präparaten, die mit Delafields Hämatoxylin und Orange G gefärbt wurden, durch ihren lebhaft gelbbräunlichen Ton von dem bläulichen Stratum Malpighii ab. Der periphere verhornte Teil ihrer Zellen zeigt eine feine Querstreifung, bei welcher der Abstand der einzelnen Streifen etwa dem der Brückenkörner in den tieferen Zellagen entspricht; sie wurde schon von früheren Autoren (z. B. Cartier, Todaro) geschildert. Diese Querstreifen färben sich stark mit Eisenhämatoxylin. Man dürfte wohl nicht fehlgehen, wenn man in ihnen die in die Hornmasse eingebetteten



Textfig. *M*.

Schnitt durch die kurz vor der Häutung stehende Epidermis einer jungen *Tarentola mauritanica*, schematisiert. *i.*, innere, *a.*, äußere Lage des Stratum Malpighii; *p.Z.*, abgeplattete, in Verhornung begriffene Zellen; *i.H.*, innere Häutungszellen; *a.H.*, äußere Häutungszellen; *l.*, lockere, *k.*, feste Hornschicht; *h'.*, Kutikularhaare der jungen, *h.*, der alten Epidermisgeneration. Vergr. etwa 1000fach.

Plasmafasern sieht. Das Innere der abgeplatteten Zellen ist noch mit unverändertem Protoplasma, Endoplasma erfüllt, das sich manchmal von den Kernen durch Schrumpfung abgehoben hat, so daß diese in einer »Kernhöhle« liegen. Weiter nach außen machen sich die neugebildeten Borsten (*h'*.) bemerkbar; auch sie gehen meiner Ansicht nach aus Plasmafasern hervor, wie bei den Sinnesorganen noch ausführlicher begründet werden soll. Von welcher der beiden Lagen einschließender Zellen mit stark abgeplatteten Kernen die Cuticularhaare entstehen, kann nach den mir vorliegenden Präparaten nicht mit Sicherheit entschieden werden. Indessen dürfte nach den neueren Untersuchungen von H. R. Schmidt (s. S. 161) zu urteilen, die innere Lage der Borstenbildungszellen (*i. L.*) die Basis darstellen, in welche die Borsten eingepflanzt sind, während diese ihren größten Teil nach der äußeren Lage (*a. L.*) angehören. Das Protoplasma der äußeren Borstenzellen ist stellenweise stark vacuolisiert und enthält Körnchen, die ich nach früheren Erfahrungen (W. J. Schmidt 1911) als Keratohyalin deuten muß. Die abzuwerfenden Lagen der alten Epidermisgeneration bestehen aus der lamellösen, lockeren Hornschicht (*l.*) und der kompakten Hornschicht (*k.*), welche die Cuticularhaare trägt.

Es sei hervorgehoben, daß bei den Geckoniden — wie insbesondere aus dem Verhalten der Haftborsten an den Zehen hervorgeht — die Ablösung der alten Epidermisgeneration genau genommen nicht durch ein Abheben zweier Zellschichten voneinander vor sich geht, sondern gewissermaßen auf der Spaltung einer Zellschicht beruht: der den Kern umschließende Teil der oberen Häutungszellen wird mit abgeworfen, der untere Teil der Zelle dagegen persistiert wenigstens teilweise in den neugebildeten Borsten. So glaube ich auch Todaros Degeneration der Zellen des »strato glandulare« verstehen zu müssen (vgl. S. 152).

4. Sinnesorgane.

Die Untersuchung der Sinnesorgane von *Tarentola mauritanica* hat mich zu einem Ergebnis geführt, das in mehr als einem Punkte von Todaros Darstellung abweicht.

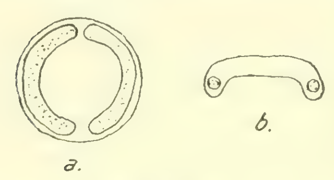
Ich schildere die Verhältnisse nach dem Befund an dem jungen Exemplar, dessen Epidermis kurz vor dem Abwerfen der oberen Generation stand und vorstehend beschrieben wurde, und zwar schreite ich von der Tiefe der Epidermis zur Oberfläche vor, bespreche also zunächst das neue Organ.

Im Stratum Malpighii (*Str m*, Fig. 65, Taf. XII) macht sich unter der Stelle, die auf der freien Fläche der Haut durch den borstentragenden Deckel gekennzeichnet ist, eine Ansammlung von Kernen bemerkbar. Die Form der Kerne ist bald rundlich, bald länglich; ihrer Lage nach sind sie der basalen Zellschicht des Stratum Malpighii einzurechnen. Nur in einigen Fällen gelang es mir, den Umriß der zugehörigen Zelleiber festzustellen: es handelt sich um schlanke Zellen, deren distales Ende verschmälert ist und die mit diesen Enden nach einem mittleren Punkt zusammenneigen (*Sz.*). Diese Stelle trat verschiedentlich bei Färbung mit DELAFIELDS Hämatoxylin dunkel hervor, vielleicht weil die dicht zusammengedrängten Endstücke der in Rede stehenden Zellen besonders differenziert sind. Zweifelsohne sind diese Zellen den bei *Phelsuma* (Fig. 32, Taf. IX) als Sinneszellen gedeuteten gleich. Wie dort konnte ich bisweilen ihre Grenzen durch Brückenkörner getrennt wahrnehmen.

Zwischen dem Deckel des neuen Organs (D_1) und den Sinneszellen (*Sz.*) verbleibt ein schmaler Raum, welcher der äußeren Lage des Stratum Malpighii gleichwertig zu erachten ist. Auch der Deckel selbst ist wohl noch dieser Lage angehörig; denn er hebt sich durch seine hellere Färbung (Fig. 65 und 66, Taf. XII) von den darüber folgenden in Verhornung begriffenen Zellen ab. Es scheint, als ob die Schicht dieser letzten Zellen über dem Deckel fehlt. Im Schnitt bietet sich der Deckel als eine Platte von ziemlicher Dicke dar, deren Mitte als flache Kuppel vorgewölbt ist. In dem in solcher Weise abgesetzten Randteil ist jederseits der kreisförmige Querschnitt eines Kernes sichtbar. Durch höheres und tieferes Einstellen mit der Mikrometerschraube auf diese beiden Kerne ergibt sich, daß sie gegeneinander gekrümmt sind, so daß sie zusammen einen Ring bilden. Textfig. *N* gibt in vereinfachter Weise die Ansicht des Deckels von der Seite und von oben. Eine zentrale Durchlochung des Deckels fehlt, und, was TODARO einen Ring von Zellen nennt, stellt meiner Ansicht nach nur einen Teil der Zellen dar, eben den abgesetzten Deckelrand.

Über dem Deckel folgen nun unmittelbar die Sinnesborsten (B_1). Ein Blick auf Fig. 65 dürfte dartun, daß es die gleichen Gebilde sind wie die Borsten auf der übrigen, später freien Epidermisfläche. Hier erscheinen sie, wie früher auseinandergesetzt, der Lage der unteren Borstenbildungszellen (*i. H.*, Textfig. *M*) aufgepflanzt. Diese sehr dünne Zellschicht, die nur stellenweise deutlich in Erscheinung tritt, läßt sich in der Umgebung des Sinnesorgans nicht erkennen. Es kann das aber kein Grund sein, ihre Anwesenheit über-

haupt auszuschließen; denn oft kann man sich überzeugen, wie eine dicke Lage von Zellen im Verhornungsprozeß zu einer strichdünnen Lamelle zusammengepreßt ist. So muß ich es denn als äußerst wahrscheinlich bezeichnen, daß auch die inneren Häutungszellen den Deckel überziehen und hier wie sonstwo die Basis der Borsten liefern. Die Deckelborsten selbst sind noch nicht isoliert, sondern bilden dicht zusammengepreßt einen Kegel, der in den oberen, durch den Besitz von Keratohyalin ausgezeichneten Häutungszellen liegt. Das Plasma dieser Zellen hat sich an den Seiten von dem Kegel durch Schrumpfung regelmäßig zurückgezogen, während es an der Spitze des Kegels haftet und bis an die darüber gelegene Schicht reicht. Dadurch ist seitlich um den Kegel herum ein freier Raum, der Kanal des Organs, entstanden. In diesem Kanal sind immer Kerne mit geringen Mengen anhängendem Plasmas nachweisbar, nach meiner Auffassung die Kerne der oberen Häutungszellen, in denen die Bildung der den Kegel zusammensetzenden Borsten erfolgte. Seitlich ist manchmal der Kanal durch schlanke lange Zellen eingefaßt, den Wandzellen (*Kw*), die ebenfalls der Schicht der oberen Borstenbildungszellen anzugehören scheinen, im übrigen konnte ich Zellgrenzen in dieser Lage nicht erkennen. Ich betrachte also die Borsten auf dem Deckel der Sinnesorgane als völlig ebenbürtig den übrigen »Cuticularhärchen«, als ein Produkt der äußeren Borstenbildungszellen; sie unterscheiden sich von ihnen einzig durch ihre bedeutendere Größe.



Textfig. N.
Tarentola mauritanica: Schema des Deckels eines in Bildung begriffenen Sinnesorganes. *a*, Ansicht von der Fläche; *b*, von der Seite.

Daß die Borsten keinesfalls Fortsätze der Sinneszellen sind, wie Todaro meint, geht unzweifelhaft aus Eisenhämatoxylinpräparaten hervor. Hier ist die Basis des Kegels durch eine Reihe von Brückenkörnern vom Deckel abgesetzt (Fig. 66, Taf. XII). Da nun die Brückenkörner immer die Zellgrenzen markieren, können die Borsten nicht Teile der Sinneszellen sein. Gegen diese Möglichkeit spricht ja auch das Fehlen einer Durchbohrung im Deckel. Außerdem ist die Zahl der Borsten im Kegel viel zu groß, als daß je eine zu einer Sinneszelle gehören könnte.

Der Kegel zeigt eine feine Längsstreifung, die besonders bei Eisenhämatoxylinfärbung scharf ausgeprägt ist und auf die Verklebung der Borsten zurückgeführt werden muß, wie schon vorhin erwähnt wurde.

Später wird dann eine Aufspaltung des Kegels in seine einzelnen Elemente erfolgen: die seitlichen Teile des Kegels liefern die kürzeren Borsten auf dem Deckel, die mittleren die langen Sinnesborsten. Bei der Bildung dieser großen Borsten mögen wohl mehrere einzelne miteinander verbunden bleiben, wofür CARTIERS Beobachtung einer Aufspaltung des Borstenendes spricht (s. S. 144).

Was sind nun diese Borsten, die in den Borstenbildungszellen entstehen? Es wäre sicherlich höchst sonderbar, wenn eine bestimmte Zellschicht der Epidermis, mit den übrigen gleichen Ursprungs und anfangs auch gleicher Beschaffenheit, befähigt wäre, im Gegensatz zu allen andern diese haarförmigen Bildungen zu erzeugen. Da liegt es doch viel näher anzunehmen, daß eine auch sonst vorhandene, allen Epidermiszellen zukommende Struktur hier zu gesteigerter und spezialisierter Entwicklung gekommen sei. Da wir nun bei *Phelsuma* erkannt haben, daß in der Epidermis reich entwickelte Epithelfasern vorliegen, die in den oberen Lagen im Verhornungsprozeß allmählich unkenntlich werden, so scheint mir die Deutung gerechtfertigt, daß die Cuticularhaare der Autoren nichts anderes sind als die Epithelfasern der oberen Borstenbildungszellen. Dafür spricht vor allem ihre Beziehung zu den Brückenkörnern, die in den Kegeln der Sinnesorgane klar zutage tritt. Auch H. R. SCHMIDT hat ja versucht, die Borsten zu Intercellularbrücken in Beziehung zu setzen. Ich schlage daher für diese haarartigen Bildungen den Namen Epithelfaserborsten bzw. -haare vor.

Der Kanal des neuen Organs ist nach oben geschlossen durch den Deckel des alten (*D*), der sich aus einer Reihe dünner Hornlamellen zusammensetzt und seinerseits große und kleine Borsten trägt.

Inbetreff des Unterschiedes zwischen TODAROS Darstellung und der meinigen vergleiche man die Fig. 65, 66, Taf. XII und Textfig. *C*, S. 153.

TODARO bemerkt ausdrücklich, die Organe seien rein epithelial. Demgegenüber darf ich nicht verschweigen, daß ich in einigen Fällen unter den Sinneszellen in der Cutis eine Anzahl von Kernen beobachtete, die zum Sinnesorgan in irgend einer Beziehung zu stehen scheinen. Es waren drei bis vier Kerne, die parallel zur Oberhaut abgeflacht und von schüsselartiger Form, hintereinander in eine Reihe gestellt waren in einer Art, die etwa an die Zellanordnung in den Tastflecken der Batrachier erinnert. Die Bedeutung dieser mehrfach festgestellten Kerne muß ich dahingestellt lassen.

5. Bindegewebiger Teil der Haut.

a. Schichten des Coriums.

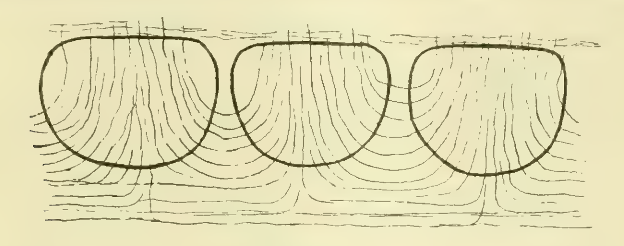
Das straffe Corium zeigt nicht die weitgehende Gliederung in verschiedene Lagen, die wir bei *Phelsuma* kennen lernten, sondern erscheint als eine einfache Schicht.

Bei dem untersuchten, jugendlichen Exemplar ist eine scharfe Grenze zwischen subepidermoidaler Schicht und straffem Corium noch schwer zu ziehen. Es findet nämlich bei dem Fehlen der Hautknochen ein allmählicher Übergang der tieferen, dichteren Lage der Cutis in die höher gelegene lockere statt. Dabei sind auch in der Tiefe der Haut die Fasern noch sehr fein und die bekannte regelrechte Schichtung tritt weniger deutlich hervor als beim Erwachsenen. Auch bei *Tarentola* kommt die subepidermoidale Schicht derart zustande, daß in verschiedener Höhe horizontal ziehende Fasern nach oben, zur Epidermis hin, aufbiegen. Diese Fasern sind sehr dünn und verlaufen ziemlich wirr durcheinander. Sie setzen unter dem Epithel an eine feine Grenzlamelle an.

Viel deutlicher lassen sich straffes Corium (*K.*) und subepidermoidale Schicht (*Sep.*) in der Haut des erwachsenen Tieres auseinander halten (Fig. 56, 67, 58, Taf. XII): der obere Rand der Verknöcherungen (*O*) bildet ungefähr die Grenze zwischen den beiden Lagen der Haut, welche durch die verschiedene Richtung des Faserverlaufs charakterisiert sind. An Präparaten, die mit Delafields Hämatoxylin und Orange G behandelt sind, heben sich die beiden Zonen auch durch die Farbe ab, indem das straffe Corium gelblich, die subepidermoidale Schicht bläulich erscheint (Fig. 58); das beruht allerdings nicht etwa auf einem verschiedenen Verhalten der Bindegewebsfasern, sondern auf den Guanophoren der subepidermoidalen Schicht, die Hämatoxylin speichern.

In Textfig. *O* habe ich den Faserverlauf des straffen Coriums in seinen Beziehungen zu den Hautknochen stark schematisiert wiedergegeben. Das Bild ist eine Kombination aus einer Reihe von Einzelbeobachtungen; im Präparat treten bald diese, bald jene Fasersysteme stärker hervor; insbesondere ist die Beziehung der Fasern zu den Verknöcherungen, die im folgenden Abschnitt eine eingehende Darstellung erfahren soll, nur an sehr dünnen Schnitten festzustellen. Der untere, noch nicht von den Verknöcherungen eingenommene Teil des straffen Coriums (s. auch Fig. 56—58, Taf. XII) weist vornehmlich einen geradlinigen, wagerechten Verlauf der Fasern auf. Hier und

da biegen aus den wagerechten Lagen Fasern nach oben ab, ein Verhalten, das in den höheren Lagen immer mehr offenbar wird. Diese aufsteigenden Bündel finden sich nun überwiegend unter den Hautknochen und treten in dieselben ein. Auch zwischen den Hautknochen erfährt die wagerechte Schichtung der Fasern eine Änderung, indem sie Bogen bilden, die nach oben offen sind und die einzelnen Hautverknöcherungen wie Girlanden verbinden (Fig. 56, Taf. XII). Ebenfalls diese Fasern treten, und zwar senkrecht, in die Verknöcherungen ein, steigen aber innerhalb derselben in die Höhe und schließen sich damit dem Verlauf der auf der Unterseite eintretenden an. So strahlen unten und seitlich die Fasern in die Ossifikationen ein, um in ihnen einen im wesentlichen senkrechten, zur Epidermis ziehenden Weg einzuschlagen.



Textfig. *O*.
Tarentola mauritanica: Schema des Faserverlaufs im straffen Corium und in den Hautknochen.

An der Oberseite der Verknöcherungen treten diese Fasern wieder aus und bilden einen Teil der subepidermoidalen Schicht. Dicht über dem Oberrand der Hautknochen ist aber gewöhnlich noch eine dünne Lage wagerechter Bindegewebsfasern wahrzunehmen (s. auch Fig. 56, Taf. XII). Wenn also auch der in den Hautknochen schon zum großen Teil senkrechte Verlauf der Fasern für die Zugehörigkeit der Ossifikationen zur subepidermoidalen Schicht sprechen würde, so kann anderseits diese obere horizontale Faserlage als Grenze des straffen Coriums bezeichnet werden und damit würden die Knochenbildungen diesem letzten einzurechnen sein. Zur letzten Auffassung führt auch eine unbefangene Betrachtung der Fig. 56 und 57, Taf. XII. Wenn wir also sagen, die Hautknochen liegen im oberen Teil des straffen Coriums, so ist dabei immerhin zu bedenken, daß eine scharfe Grenze zwischen den beiden Schichten nicht zu ziehen ist und daß wie der Sonderung dieser Schichten so auch der Bestimmung der Lage der Hautverknöcherungen etwas konventionelles anhaftet.

Auch beim Erwachsenen besteht die subepidermoidale Schicht (*Sep.*, Fig. 56, 57, Taf. XII) aus sehr feinen, dichtgeschlungenen Fasern,

die nicht nur senkrecht zur Epidermis emporsteigen, sondern auch zahlreich in der Quere verlaufen. Dadurch ist das Bild viel weniger übersichtlich als bei *Phelsuma*. Die Fäserchen setzen an eine dünne, collagene Grenzlamelle an, die als gerade Linie unter der Epidermis hinzieht, da für gewöhnlich zipfelartige Ausbuchtungen der basalen Epithelzellen nicht vorkommen.

Elastische Elemente sind in der Haut des jungen Exemplares bedeutend spärlicher als beim Erwachsenen. Vor allem treten sie im distalen Teil der Bauchschuppen auf (Fig. 53, Taf. XI) als Fasern (*e. F.*), die in den unteren Lagen des Coriums wagerecht verlaufen, in den oberen zur Epidermis hinzielen. Außerdem machen sich — was hier schon Erwähnung finden soll — auf der Oberseite der subcutanen Schicht (*Sk*, Fig. 53) elastische Fibrillen bemerkbar, die an Schnitten in der Längsrichtung des Körpers meist quergetroffen, als Punkte, erscheinen.

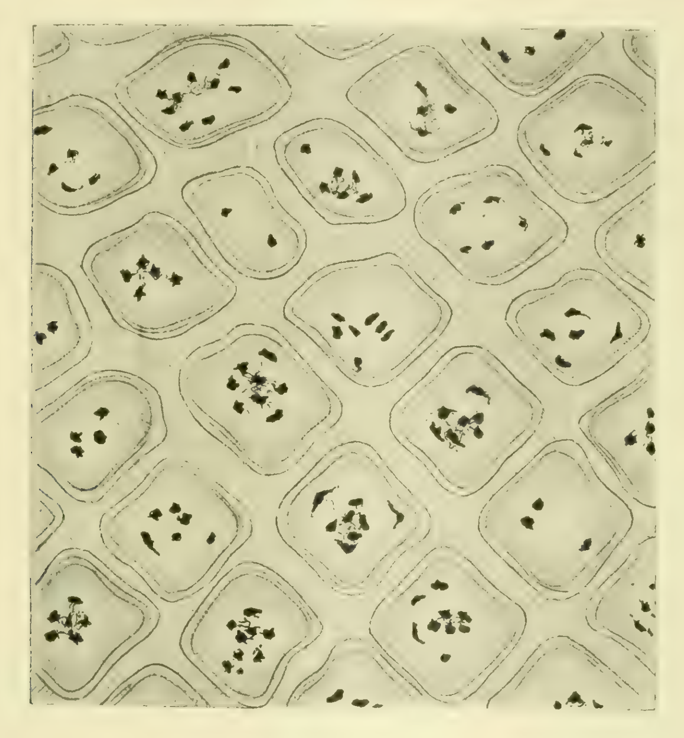
Beim erwachsenen Tier (Fig. 49, Taf. XI) erinnert die Verteilung der elastischen Elemente lebhaft an *Phelsuma*. Wie dort ist auch hier an der Unterseite des straffen Coriums (*K.*) eine dunkle elastische Begrenzung sichtbar (*e. L.*); es scheint sich aber nicht um eine elastische Lamelle zu handeln, sondern um sehr dicht nebeneinander verlaufende und so eine sehr dünne Lage bildende Fasern. Von ihr gehen nun Fibrillen aus, welche die Haut und auch die Verknöcherungen — darauf kommen wir im nächsten Abschnitt nochmals zurück — durchsetzen und bis zum Epithel reichen. Wagerechte Verbindungen der Fasern waren nicht kenntlich, mögen aber vorhanden sein, da die Verhältnisse hier durch die Verknöcherungen für die Untersuchung viel ungünstiger sind. Am reichsten entwickelt sind die elastischen Fasern am distalen Schuppenrand, wo dickere pinselartig sich aufspaltende Fibrillen vorkommen (s. Fig. 49, Taf. XI). Gut mit elastischen Elementen versorgt ist auch die subcutane Schicht (*Sk*, Fig. 49, Taf. XI); sie finden sich hier im Gegensatz zum jungen Tier in ihrer ganzen Dicke. Jene Fibrillen stehen mit den höher gelegenen, vorhin beschriebenen in Verbindung, indem sie zwischen den Fettzellen (Fig. 52, Taf. XI) zur eigentlichen Haut emporziehen, bald als Punkte, bald als kurze Fädchen im Schnitt erscheinend.

b. Verknöcherungen.

Nur in der Haut der erwachsenen Tiere fanden sich Hautknochen vor; in betreff ihrer Verbreitung verweise ich auf die Arbeiten von Leydig und Otto (s. S. 147 u. 165). Bei dem jungen Exemplar konnte ich noch

nichts von ihnen entdecken. Otto (1908) stellte ihr Auftreten bei einer 7 cm langen *Tarentola* fest.

In der Aufsicht erscheinen die Hautverknöcherungen meist mehr oder weniger regelmäßig viereckig oder rhombisch (Textfig. *P*); bisweilen sind die Mitten der Polygonalseiten leicht eingezogen. In Seitenansicht (Fig. 56—58, Taf. XII), auf Schnitten, sind sie im wesentlichen oval; nur der Oberrand ist gewöhnlich geradlinig, geht aber mit



Textfig. *P*.

gerundeten Konturen in die Seiten der Verknöcherung über. Abweichende Formen kommen einmal dort vor, wo die Verknöcherungen schwinden; sie werden alsdann allmählich kleiner und rundlich (s. Otto 1908); ferner finden sich große pallisadenförmige Knochengebilde an der Übergangsstelle der kleinen Schüppchen in die großen Unterkieferschilder (Otto). Fast regelmäßig kann man beobachten, daß in der Mitte der Bauchschuppen und auch der großen Tuberkel des Rückens der Umfang der Hautknochen zunimmt, ihre Form und damit ihre Anordnung unregelmäßiger wird. Der Durchmesser der Hautknochen

beträgt im Mittel 140 μ. — Hin und wieder sah ich Verknöcherungen, die durch Verschmelzung aus zweien hervorgegangen waren, indem das zwischenliegende Bindegewebe mitverkalkte.

Hier soll vor allem der feinere Bau der Hautknochen eine eingehende Darstellung erfahren; von früheren Untersuchern bringen nur Leydig und Todaro (s. S. 147) einige Angaben hierüber. Der Anteil der Verknöcherungen am Aufbau der Hautelemente wird in einem späteren Abschnitt (s. S. 249) gewürdigt.

Meine Untersuchungen erstrecken sich auf isolierte Hautknochen und auf Schnitte. Die Isolation der Verknöcherungen kann entweder durch Kochen von Hautstücken mit verdünnter Kalilauge und nachherigem Sedimentieren oder aber durch Glühen von Hautstücken auf Platinblech bewirkt werden.

Die mit Kalilauge vom Bindegewebe befreiten, sauber macerierten Hautknochen stellen ein gelblich-braunes Pulver dar. Trägt man es in dicken Kanadabalsam ein, so treten die verästelten Knochenzellen luftgefüllt hervor. Sie nehmen vornehmlich den mittleren Teil einer jeden Verknöcherung (s. Textfig. *P*, in der sie nur zum Teil sichtbar sind) in dichter unregelmäßiger Lagerung ein. Nach außen zu werden sie spärlicher und sind parallel zum Rand abgeflacht. Mit dieser Abplattung steht eine konzentrische Schichtung im Zusammenhang, deren einzelne Lagen durch scharfe helle Linien voneinander abgesetzt sind. Außerdem ist eine radiäre Streifung vorhanden. Gefäßdurchbohrungen fehlen den Verknöcherungen (s. S. 248).

Über das Wesen der radiären Streifung geben durch Glühen isolierte Verknöcherungen Aufschluß. Die Verknöcherungen werden beim Glühen durch Verkohlung der organischen Substanz zunächst schwarz; in diesem Zustand sind sie zur Untersuchung untauglich. Das Erhitzen muß vielmehr fortgesetzt werden, bis aller Kohlenstoff verbrannt ist und die Hautknochen als weißer Staub zurückbleiben. Auch durch Kalilauge macerierte Hautverknöcherungen können nachträglich noch geglüht werden und lassen alsdann die gleichen Bauverhältnisse erkennen.

Stellt man ein stärkeres Objektiv auf die Oberfläche so behandelter und in Balsam eingeschlossener Hautknochen ein, so gewahrt man eine rundlich-polygonale Felderung (Fig. 64, Taf. XII), die auch an nicht geglühten Verknöcherungen, allerdings viel undeutlicher, wahrnehmbar ist, wenn man sich einmal ihres Vorhandenseins an den geschilderten Präparaten vergewissert hat. Es handelt sich also nicht um ein durch das Glühen hervorgebrachtes Kunstprodukt,

wie Sprünge u. dgl., was auch vorkommt. Senkt man nun den Tubus, so ändern sich die Verhältnisse allmählich, indem aus den Feldchen kurze, dann längere Stäbchen werden, die nach der Mitte der Verknöcherung zusammenlaufen, bis im optischen Schnitt des Objektes ein Bild erscheint, wie es Fig. 62, Taf. XII wiedergibt. Die Verknöcherung erscheint zum mindesten in ihren peripheren Teilen aus verkalkten Säulchen zusammengesetzt, die nichts andres sind wie in den Knochen eintretende Bindegewebsfasern; das geht aus den Schnitten (s. u.) unzweifelhaft hervor. Daß die Fasern verkalkt sind, beweist ihr Widerstand gegen das Glühen. Sie nehmen (wenigstens im unteren Teil der Verknöcherung) einen solchen Raum in Anspruch, daß nur ein ganz feines Maschenwerk interfibrillärer Substanz übrig bleiben könnte, falls sie, nicht verkalkt, durch das Glühen zerstört würden. Die Gegenwart einer solchen zwischen den Bindegewebsfasern gelegenen, ebenfalls verkalkten Masse, der eigentlichen Knochensubstanz, tritt auf Schnitten überzeugend zutage (s. u.), läßt sich aber auch schon bei der Einstellung auf die Oberflächenfelderung erkennen: bisweilen sind nämlich die Bindegewebsfasern (B) durch ziemlich weite Räume voneinander getrennt, in denen eine Zwischenmasse (K) sichtbar wird (Fig. 64, Taf. XII).

Durch Hin- und Herschieben des Deckglases gelingt es leicht, die durch das Glühen sehr spröde gewordenen Hautknochen zu zertrümmern. Die Bruchstücke gestatten infolge ihrer größeren Durchsichtigkeit — durch das Glühen werden die Verknöcherungen viel undurchscheinender — weitere Einzelheiten zu erkennen. Knochenzellen allerdings sind an geglühten Verknöcherungen nur schwer zu beobachten; auch die konzentrische Schichtung tritt an den ganzen Verknöcherungen nur schwach hervor. An den Trümmern dagegen zeigt sie sich sehr deutlich als eine Art Querstreifung der Fasern (Fig. 63, Taf. XII), die wir wohl kaum anders als durch etappenweise nach der Peripherie fortschreitendes Wachstum der Verknöcherung erklären können; das lehren auch die Schnitte (s. u.). Außerdem weisen die Trümmer der verkalkten Fasern eine Längsstreifung auf, den Ausdruck einer feinfaserigen Zusammensetzung.

Nach der Mitte zu nimmt im Hautknochen die Deutlichkeit der Fasern ab (Fig. 62, Taf. XII). Das hängt zum Teil mit der Richtungsänderung der Fasern zusammen, die ja, von allen Seiten an der Basis und den Seiten der Verknöcherung eintretend, in ihr vornehmlich nach oben streben (s. Textfig. O u. Taf. XII Fig. 58). Ferner treten auch anscheinend weniger Fasern auf der Oberseite der Verknöcherung aus,

als auf der Unterseite eintreten. Außerdem nimmt im oberen Teil der Verknöcherung die Knochenmasse gegenüber den Fasern an Ausdehnung zu und damit tritt der fibrilläre Bau zurück.

Diese Beobachtungen an isolierten Verknöcherungen erfahren ihre Stütze und Erweiterung an dünnen Schnitten durch entkalkte Hautstücke. Fig. 59, Taf. XII stellt eine Verknöcherung mit ihrer unmittelbaren Umgebung bei Färbung mit DELAFIELDS Hämatoxylin und Orange G dar. Die benachbarten Bindegewebsfasern treten bündelweise (*B.*) unten und seitlich ein, lassen sich aber nur eine kurze Strecke weit verfolgen. Sie behalten, obwohl verkalkt (s. o.) die Färbung bei, die ihnen auch außerhalb des Knochens eigen ist. Im Inneren erscheint der Knochen mehr homogen und ist von einem feinen blauen Netzwerk durchzogen; dieses entspricht den Verästelungen der Knochenzellen (*Kz*), die zu einem Röhrensystem miteinander verschmelzen. Es läßt sich nämlich feststellen, daß die von den Knochenzellen (*Kz.*) ausgehenden gröberen Knochenröhrchen durch Gabelung in dieses Netz übertreten. Vielleicht dürfte aber auch interfibrilläre Knochensubstanz an der Bildung des Netzes mitbeteiligt sein. Der periphere Teil des Hautknochens zeigt eine blaue Randzone, die sich an feinen Schnitten in eine Anzahl parallel verlaufender Linien auflöst (*S*, Fig. 59, Taf. XII). Diese Linien markieren die verschiedenen ehemaligen Oberflächen des Knochens, auf denen periodenweise neue Knochensubstanz angelagert wurde; wir können sie daher auch als Wachstumslinien oder »Kittlinien« bezeichnen. Aus einem Anschnitt eines Hautknochens (Fig. 60, Taf. XII) geht hervor, daß die blauen Massen nicht den Fibrillen (*F*) des Bindegewebes angehören, sondern die zwischen den dicken Fasern gelegene Knochensubstanz (*K*) darstellen. Der Abstand der einzelnen Wachstumslinien nimmt von innen nach außen hin ab, woraus man schließen muß, daß der Zuwachs allmählich erlischt. Der Oberfläche des Knochens dicht anliegend, lassen sich manchmal kleine Kerne beobachten, die als Osteoblastenkerne zu deuten sind; diese Zellen besorgen die Auflagerung neuer Knochenschichten.

Besser noch treten manche der beschriebenen Einzelheiten an Präparaten hervor, die mit Eisenhämatoxylin und Pikrinsäure-Säurefuchsin gefärbt wurden (Fig. 61, Taf. XII). Hier lassen sich die eintretenden Bindegewebsfasern (*B.*) durch die ganze Verknöcherung hindurch verfolgen: auf der Unterseite so dicht aneinandergedrängt, daß von faserfreier Zwischenmasse nichts zu erblicken ist, werden sie im oberen Teil der Verknöcherung spärlicher, teilen sich in eine

Anzahl grober Bündel, die pinselförmig ausstrahlen und deren Fortsetzung die senkrecht aufsteigenden Fasern (B_1) der subepidermoidalen Schicht bilden. Zwischen diesen Bündeln ist reichlich eine feinkörnige Knochenmasse (*K.*) sichtbar. In ihr sind die Knochenzellen (*Kz.*) eingebettet. Der Knochen gliedert sich durch die Wachstumslinien (*S.*) in eine Anzahl scharf geschiedener konzentrischer Schichten. Ein färberisch abweichendes Verhalten der peripheren und centralen Knochenmasse ist an diesen Präparaten nicht zu beobachten.

Untersucht man Schnittpräparate, die mit WEIGERTS Resorzinfuchsin behandelt wurden, so sieht man, daß nicht nur die collagenen, sondern auch die elastischen Fasern in die Hautknochen eingehen. Die das straffe Corium senkrecht durchschneidenden Fasern (*e. F.* Fig. 50, Taf. XI) treten ohne wesentliche Richtungsänderung in die Knochen ein und durchsetzen sie in ihrer ganzen Ausdehnung. Sie scheinen oft im Knochen eine Verdünnung zu erfahren. Auch ihr Zusammenhang mit den elastischen Fasern der subepidermoidalen Schicht läßt sich hier und da nachweisen (Fig. 51, Taf. XI), indem ihr Austritt auf der Oberseite der Verknöcherungen erfolgt. Bisweilen beobachtete ich schon im Knochen Gabelungen der elastischen Fasern.

Die mit den verschiedenen Methoden gewonnenen Ergebnisse gestatten vereint folgendes Bild der Hautknochen von *Tarentola* zu entwerfen. Die bindegewebigen Fasern des Coriums verkalken in bestimmten Bezirken. Dabei tritt zwischen den Fasern echte Knochenmasse mit verästelten Knochenzellen auf. Die so entstandene Verknöcherung wächst durch Auflagerung neuer Knochenschichten von außen her, mit deren Bildung die Verkalkung des einbezogenen Bindegewebes gleichen Schritt hält.

Zweierlei Bestandteile lassen sich also in den Hautknochen unterscheiden, die verkalkten Fasern und die echte Knochenmasse. Von diesen können die Fasern insofern als primär gelten, als sie wenigstens zum Teil vor der Bildung der Verknöcherung vorhanden sind, und in einer entsprechenden Weise auch bei solchen Formen wiederkehren, die keine Ossifikationen besitzen. Der Faserverlauf im Corium von *Tarentola* zeigt zwar einige Eigentümlichkeiten, läßt aber unverkennbar dieselben Bauprinzipien durchblicken, die auch sonst für die Eidechsenhaut Geltung haben: gekreuzte Lagen paralleler Faserschichten, von denen vornehmlich im oberen Teil senkrecht aufsteigende Fasern abbiegen. Dadurch, daß die Verknöcherungen auf der Grundlage dieses vorher festgelegten »Fasergerüstes« möchte ich sagen, sich ausbilden müssen, wird ihre Anordnung in diago-

nalen Reihen und weiterhin ihre rhombische Form bestimmt. Textfig. *P* zeigt, daß Faserverlauf und die Richtung der Knochenplättchen übereinfallen. Da nun die Fasern mit der zunehmenden Größe der Verknöcherungen fortschreitend verkalken, wird das Wachstum vornehmlich in den beiden Richtungen des Faserverlaufs vor sich gehen und führt so, zumal die Verknöcherungen durch immer dichteres Aneinanderliegen sich gegenseitig beeinflussen, zu der quadratischen oder rhombischen Form. Daß diese Überlegung richtig ist, zeigt auch die Tatsache, daß dort, wo der Faserverlauf unregelmäßiger wird (wie in den Bauchschuppen durch die Vorwölbung des straffen Coriums), regelmäßige Form und Anordnung der Hautknochen gestört erscheint.

In Übereinstimmung mit Otto (1908) finde ich, daß auch im regenerierten Schwanz Verknöcherungen vorkommen.

Auf etwaige Beziehungen der Hautknochen von Geckoniden zu denen anderer Saurierfamilien soll im allgemeinen Teil der Studien eingegangen werden.

c. Subcutis.

Die subcutane Schicht (*Sk.*, Fig. 56, 57, 58, Taf. XII) ist bei *Tarentola* mächtiger als bei *Phelsuma* entwickelt und läßt daher klarer wie dort bei starken Vergrößerungen zweierlei Bestandteile erkennen: gröbere, in lockerer Schichtung gelagerte Fasern und eine Zwischenmasse. Die Fasern der ersten Art stimmen in der Färbbarkeit mit denen des straffen Coriums überein, speichern also wie diese Säurefuchsin bzw. Orange G. Die zwischen diesen Fasern gelegene Substanz färbt sich dagegen stark mit Pikrinsäure bzw. Delafields Hämatoxylin. Aus letztem Grunde hebt sich die subcutane Schicht an Präparaten, die mit Delafields Hämatoxylin und Orange G behandelt wurden, auffallend durch ihre blaue Färbung ab, da die an Masse hinter der Zwischensubstanz zurücktretenden Fibrillen bei schwächeren Vergrößerungen nicht zur Geltung kommen (*Sk.*, Fig. 58, Taf. XII). Die Zwischenmasse zeigt stellenweise eine sehr feine, der Fläche der Haut parallel ziehende Schichtung, die eine Zusammensetzung aus feinfaserigen Elementen wahrscheinlich macht. Zwischen den Fasern finden sich in ziemlich großen Abständen voneinander scheibenförmige (im Schnitt strichförmige) Kerne.

Als Ganzes betrachtet, stellt die subcutane Schicht eine Lage von ziemlich gleichbleibender Dicke dar, die, der Muskulatur oder sonstigen Unterlagen angeschmiegt, fast geradlinig verläuft.

d. Einlagerungen im bindegewebigen Teil der Haut.

Von den Einlagerungen der Haut wurde der Melanophoren und Guanophoren schon früher gedacht (s. S. 230). Die Melanophoren der subepidermoidalen Schicht sind so wenig zahlreich, daß sie nicht schichtenbildend auftreten; am ehesten könnte man noch von einer solchen Schicht auf der Rückenseite reden. Anders verhält es sich mit den schwarzen Pigmentzellen, die im straffen Corium unterhalb der Hautknochen und in der Subcutis liegen; sie sind auf der Rückenseite in dichter Lagerung vorhanden.

Als gut ausgeprägte, dicht an das Epithel anschließende Zone erscheinen die Guanophoren. Auf der Rückenseite zieht die Schicht der Guanophoren ununterbrochen von einem Hautelement ins andre. Auf der Bauchseite dagegen beschränkt sie sich auf die Oberseite der Schuppen und hebt sich an Präparaten, die mit Delafields Hämatoxylin gefärbt wurden (Fig. 58, Taf. XII) durch einen bläulichen Ton vom Rest des Coriums ab.

Die Anwesenheit von Xanthophoren oder andern Zellen mit Fettfarbstoffen muß ich beim Mangel frischen Materials dahingestellt sein lassen. Eine auf ihr Vorkommen hinweisende unmittelbar unter dem Epithel gelegene, von den Guanophoren abgesetzte Zellage, wie wir sie bei *Phelsuma* kennen lernten, war nicht nachweisbar.

Bläschenzellen beteiligen sich am Aufbau der Haut von *Tarentola* in viel geringerem Maße als an der von *Phelsuma*. Sie sind sowohl beim jungen Tier als beim Erwachsenen nachweisbar. Im Jugendzustand bieten sie sich als rundliche oder längliche Zellen mit kugeligem, großen Kern und körnigem Cytoplasma dar, das eine verhältnismäßig kleine Vacuole umschließt. Die Vacuolisation, die bei *Phelsuma* soweit getrieben wird, hält sich hier immer in bescheidenen Grenzen: auch bei alten Exemplaren ist meist nur eine Vacuole vorhanden, die eine scharf abgesetzte Wand zeigt. Der Vacuoleninhalt war immer gelöst. Die Bläschenzellen liegen vereinzelt in der subepidermoidalen Schicht.

Reichlich ist in der Haut von *Tarentola* Fettgewebe vorhanden. Auf der Bauchseite wird es regelmäßig zwischen subcutaner Schicht und straffem Corium eingeschaltet (*Fz.*, Fig. 58, Taf. XII); dorsal fehlt es unter den kleinen Schuppen, beteiligt sich aber in hervorragender Weise am Aufbau der großen Höcker, worauf wir nochmals zurückkommen (Fig. 57, Taf. XII) (s. S. 248).

Wie bei *Phelsuma* scheinen auch hier Mastzellen in der subcutanen Schicht und zwischen den Fettzellen vorzukommen.

e. Blutgefäße und Nerven.

Infolge der Verknöcherungen hielt der Nachweis des Geflechts von Blutgefäßen und Nerven auf der Oberseite der subcutanen Schicht bei *Tarentola* schwerer als bei *Phelsuma*; nur auf der Bauchseite gelang es mir, dieses Nerven- und Gefäßnetz an Totalpräparaten in einiger Ausdehnung zu verfolgen: es zeigt regelmäßige rhombische Maschen, deren Knotenpunkte immer unter die Mitte einer Schuppe zu liegen kommen. Unter jedem Hautelement geht von diesem Plexus ein Gefäße und Nerven umschließender Ast ab, der das straffe Corium oder vorher auch noch die Fettmassen durchsetzt und zwischen den Verknöcherungen hindurch in die subepidermoidale Schicht eintritt. Die Gefäße durchbohren nie die Verknöcherungen, sondern verlaufen zwischen ihnen, indem sie entsprechende Ausschnitte an ihrem Rand erzeugen. Diese lassen sich am besten an melanophorenarmen Hautstücken, in denen die Guanophoren durch Säurewirkung zerstört sind, im Flächenbild beobachten als Flecke, die in Einzahl oder auch zu mehreren dicht beieinander gedrängt mit großer Regelmäßigkeit in der Mitte der Schuppen auftreten.

f. Anteil der Schichten am Aufbau der Hautelemente.

Der Anteil der Coriumschichten bei der Bildung der Hautelemente wechselt sehr nach deren Form. Bei den kleinen Schüppchen der Rückenseite macht nur die subepidermoidale Schicht die Erhebungen des Epithels mit (Fig. 56, Taf. XII); alle tiefer gelegenen Teile der Haut bleiben ganz unbeeinflußt von der Schuppenerhebung; das gilt insbesondere vom straffen Corium, das fast geradlinig am oberen Rand begrenzt erscheint.

Ein gegenteiliges Verhalten kennzeichnet die großen Höcker der Rückenhaut. Abgesehen von der Subcutis, die stets der Muskulatur angeheftet bleibt, steigen alle Schichten der Haut in die Höhe. Es tritt aber nicht etwa eine entsprechende Verdickung der unteren Coriumschichten ein, sondern die Haut gibt den Zusammenhang mit der Subcutis auf. Die dadurch hervorgerufene große, in der Form das Hautelement wiederholende Lücke ist von Fettgewebe ausgefüllt. Es unterscheiden sich somit die großen Höcker nicht nur durch ihren großen Umfang, sondern auch durch die Art ihres Aufbaues von den kleinen. Die Hauptmasse einer solchen Schuppe wird darnach von Fettgewebe gebildet. Die Möglichkeit einer solchen Entwicklungsrichtung sehen wir ja auch in der bei kleineren Schuppen vorhandenen

Fettanhäufung geboten (s. *Phelsuma*, Fig. 38, Taf. X). Bei dem jungen Exemplar von *Tarentola* treten die großen Höcker noch wenig ausgesprochen hervor. Schnitte lehren, daß hier die Fettentwicklung noch in den ersten Anfängen steht; vereinzelte Fettzellen liegen zwischen feinfaserigem Bindegewebe, das beim Erwachsenen zu dem die Fettzellen umspinnenden Geflecht wird. Im Umkreis der großen Tuberkeln werden kleinere Schüppchen mit in die Höhe gezogen (s. Fig. 57, Taf. XII), die sich im Aufbau wie die übrigen kleinen Elemente des Rückens verhalten, indem nur die subepidermoidale Schicht das Material der Schuppenerhebung liefert. Gerade dieser Umstand läßt deutlich den Unterschied zwischen den kleinen und großen Hautelementen hervorspringen. Daß durch diesen Bau der großen Höcker der SOKOLOWSKYschen Theorie (s. S. 158) Schwierigkeiten erwachsen, daß vor allem diese Gebilde nicht etwa eine Etappe auf der Ausbildung der Körnerpapillen zu platten Schuppen darstellen, soll hier nicht erörtert werden.

Die platten Schuppen der Bauchseite sind wie diejenigen von *Phelsuma* durch den Besitz eines Stranges ausgezeichnet, der vom straffen Corium abzweigt und in den freien Rand der Schuppen hinein verläuft (Fig. 58, Taf. XII). Dieser Strang fasert sich an seinem Ende auf und die so entstehenden dünnen Fibrillen setzen an die collagene Grenzlamelle an. Im übrigen beteiligen sich alle Schichten in geringem Maße an der Schuppenerhebung, was an dem sanfteren Ansteigen und steilerem Abfall der Hautknochen am meisten kenntlich wird.

Damit sind wir zur Frage gelangt, in welcher Beziehung die Verknöcherungen zu den Hautelementen stehen. Die Antwort lautet in Übereinstimmung mit dem wesentlichen Teil von OTTOS (1908) Darstellung: in gar keiner. Dies dürfte schon aus einer Betrachtung der Fig. 56—58, Taf. XII und der vorstehenden Schilderung zur Genüge hervorgehen. Da diese Frage aber theoretisch von Bedeutung ist, sei zum Überfluß darauf hingewiesen, daß in keinem Falle die Schuppen- oder Höckerform durch die Hautknochen hervorgerufen wird; insbesondere entbehrt der freie Rand der Bauchschuppen Verknöcherungen. Vielmehr sind die Hautknochen in Form und Lage, wie früher gezeigt (s. S. 245), vom Bau des straffen Coriums als solchem bestimmt, ohne Rücksicht auf seine Anteilnahme am Hautrelief. Nur insofern als durch das Emporwölben des straffen Coriums eine Störung im Faserverlauf der betreffenden Stelle entsteht, auf welche die Hautverknöcherungen mit unregelmäßiger Form und Lagerung antworten, beeinflussen die Hautelemente die Knochenbildungen, aber nicht umgekehrt!

Mit andern Worten, die Verknöcherungen üben keine formbestimmende Wirkung auf die Hautelemente aus; das Hautrelief ist ontogenetisch festgelegt, ehe die Verknöcherungen auftreten und diesen bestehenden Verhältnissen passen die Verknöcherungen sich an.

g. Cloakensäckchen (und Sperrknochen des Penis).

Die Cloakensäckchen von *Tarentola* wurden von FICALBI untersucht (s. S. 156). Sie sind beim Männchen und Weibchen vorhanden und verhalten sich in allen wesentlichen Punkten übereinstimmend mit denen von *Phelsuma*, weshalb ich auf die dort gegebene Schilderung (s. S. 224) verweise. Ebenso wenig wie FICALBI vermochte ich in der epithelialen Wand des Säckchens eine bestimmte Differenzierung der Zellen aufzufinden. — Wie bei *Phelsuma* finden sich auch bei der männlichen *Tarentola* die »Sperrknochen des Penis«, die WIEDERSHEIM (s. S. 145) bei *Phyllodactylus* entdeckte.

Bonn, im Oktober 1911.

Literaturverzeichnis.

J. v. BEDRIAGA, 1874. Über die Entstehung der Farben bei den Eidechsen. Jena.

W. BIEDERMANN, 1892. Über den Farbenwechsel der Frösche. PFLÜGERS Archiv f. Physiologie. Bd. LI. S. 455.

— 1904. Die Schillerfarben bei Insekten und Vögeln. Festschrift zum 70. Geburtstage von ERNST HAECKEL. Jena. Sonderdruck.

R. BLANCHARD, 1880. Recherches sur la structure de la peau des Lézards. Bull. de la Soc. Zool. de France. Vol. V. p. 1.

G. A. BOULENGER, 1885. Catalogue of the Lizards in the British Museum. II. ed. Vol. I. London.

M. BRAUN, 1877. Zur Bedeutung der Cuticularborsten auf den Haftlappen der Geckotiden. Arb. a. d. zool.-zoot. Inst. Würzburg. Bd. IV. S. 231.

E. BRÜCKE, 1852. Untersuchungen über den Farbenwechsel des afrikanischen Chamaeleons. Neudruck Leipzig 1893.

V. CARTIER, 1872. Studien über den feineren Bau der Haut bei den Reptilien. I .Abt. Die Epidermis der Geckotiden. Verh. physik.-med. Gesellschaft Würzburg, N. F. Bd. III. S. 281.

— 1874. Studien über den feineren Bau der Haut bei Reptilien. II. Abt. Über die Wachstumserscheinungen der Oberhaut von Schlangen und Eidechsen bei der Häutung. Ibid. N. F. Bd. V. S. 192.

TH. EIMER, 1874. Zoologische Studien auf Capri. II. Lacerta muralis coerulea. Leipzig.

E. Ficalbi, 1888a. Ricerche istologiche sul tegumento dei serpenti. Atti della Società Toscana di Scienze Naturali. Vol. IV. Sonderdruck.

— 1888b. Osservazioni anatomiche ed istologiche sull' apparecchio palpebrale dei serpenti e dei gechidi. Ibid. Vol. IX. Sonderdruck.

— 1888c. Sui sacchi secernenti cloacali di qualche rettile. Processi verbali della Società Toscana di Scienze Naturali, adunanza del di 11 novembre. Sonderdruck.

P. Fraisse, 1885. Die Regeneration von Geweben und Organen bei den Wirbeltieren, besonders Amphibien und Reptilien. Kassel u. Berlin.

H. Gadow, 1909. Amphibia and Reptiles. London.

C. Gegenbaur, 1898. Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Bd. I. Leipzig.

A. Haase, 1900. Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung der Haftlappen bei den Geckotiden. Berlin. Dissertation.

E. Haeckel, 1895. Systematische Phylogenie. III. Teil. Berlin.

B. Haller, 1885. Über das blaue Hochzeitskleid des Grasfrosches. Zool. Anz. Jahrg. VIII. S. 611.

— 1886. Ergänzung zu meinem Aufsatz »Über das blaue Hochzeitskleid des Grasfrosches«. Zool. Anz. Jahrg. IX. S. 12.

M. Heidenhain, 1907. Plasma und Zelle. I. 1.

— 1911. Plasma und Zelle. I, 2.

R. Keller, 1895. Über den Farbenwechsel des Chamaeleons und einiger andrer Reptilien. Pflügers Archiv f. Physiol. Bd. LXI. S. 123.

O. Kerbert, 1877. Über die Haut der Reptilien und andrer Wirbeltiere. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XIII. S. 205.

F. Krauss, 1906. Der Zusammenhang zwischen Epidermis und Cutis bei den Sauriern und Krokodilen. Ibid. Bd. LXVII. S. 319.

P. Krefft, 1907. Zur Biologie des madagassischen Taggeckos Phelsuma madagascariense. Wochenschrift f. Aquarien u. Terrarienkunde.

J. Kunitzky, 1903. Die Zeit der Entstehung der Borsten und Mechanismus der Bewegung bei den Geckotiden (Ptychozoon homalocephalum Creveldt). Bull. de l'académie impér. des sciences de St.-Pétersbourg. Sér. V. Tom. XVIII. p. 21.

F. Leydig, 1868. Über Organe eines sechsten Sinnes. Verh. d. Kaiserl. Leop. Carolin. deutsch. Akad. d. Naturforscher. Bd. XXXIV.

— 1876. Über die allgemeinen Bedeckungen der Amphibien. Archiv f. mikr. Anat. Bd. XII. Sonderdruck.

— 1885. Über das Blau in der Farbe der Tiere. Zool. Anz. Jahrg. VIII. S. 752.

— 1888. Pigmente der Hautdecke und der Iris. Verhandlungen der physikalisch-medizinischen Gesellschaft zu Würzburg. N. F. Bd. XXII. Sonderdruck.

F. Maurer, 1895. Die Epidermis und ihre Abkömmlinge. Leipzig.

A. Nicolas, 1887. Sur l'épiderme des doigts du gecko. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Phys. Bd. IV. S. 440.

H. Otto, 1908. Die Beschuppung der Brevilinguier und Ascalaboten. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. XXIV. S. 193.

van Rynberk, 1906. Über den durch Chromatophoren bedingten Farbenwechsel der Tiere (sogenannte chromatische Hautfunktion). Ergebn. d. Physiol. Jahrg. V. S. 346.

H. R. Schmidt. 1904. Zur Anatomie und Physiologie der Geckopfote. Züricher Diss. Jena.

W. J. Schmidt. 1910. Das Integument von Voeltzkowia mira Bttgr. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XCIX. S. 611.

— 1911. Beobachtungen an der Haut von Geckolepis und einigen andern Geckoniden. Sonderabdruck aus Voeltzkows Reise in Ostafrika in den Jahren 1903—1905. Bd. IV. S. 331.

A. Sokolowsky. 1899. Über die äußeren Bedeckungen bei Lacertilien. Zürich.

B. Solger, 1889. Zur Struktur der Pigmentzelle. Zool. Anz. Jahrg. XII. S. 671.

F. K. Studnička, 1909. Vergleichende Untersuchungen über die Epidermis der Vertebraten. Anat. Hefte. I. Abt. Bd. XXXIX. Hft. 1.

G. Thilenius, 1896. Der Farbenwechsel von Varanus griseus, Uromastix acanthinurus und Agame inermis. Schwalbes Morph. Arb. Bd. VII. S. 515.

F. Todaro, 1878. Sulla struttura intima della pelle de' rettili. Atti della R. Acc. dei Lincei. Anno CCLXXV. 1877—78. Memoire, Serie terza. Vol. II. p. 1073.

A. Voeltzkow, 1893. Tägliches Leben eines Sammlers und Forschers auf Exkursionen in den Tropen. Ber. d. Senckenbergischen Naturf. Gesellschaft in Frankfurt a. M.

F. Werner, 1896. Über die Schuppenbekleidung des regenerierten Schwanzes bei Eidechsen. Sitzungsber. d. math.-naturw. Kl. der Kais. Akad. d. Wissensch. Bd. CV. Abt. 1. S. 495.

R. Wiedersheim, 1875. Zur Anatomie und Physiologie des Phyllodactylus europaeus. Morph. Jahrb. Bd. I. S. 495.

— 1909. Lehrbuch der vergleichenden Anatomie. 7. Auflage, Jena.

v. Wittich, 1854. Die grüne Farbe der Haut unsrer Frösche; ihre physiologischen und pathologischen Veränderungen. Müllers Archiv f. Anat. Physiol. u. wiss. Medizin. Jahrg. 1854. S. 41.

K. W. Zimmermann, 1893. Studien über Pigmentzellen I. Über die Anordnung des Archiplasmas in den Pigmentzellen der Knochenfische. Archiv f. mikr. Anat. Bd. XLI. S. 367.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel VIII.

Fig. 1. *Phelsuma madagascariense*: Hautstück vom Rücken, blau mit dem Teil eines hellen Fleckens; Fixierung in Alkohol; in Balsam eingeschlossen; bei auffallendem Licht[1]. Vergr. 25fach.

Fig. 2. *Phels. mad.*: Das gleiche Hautstück wie in Fig. 1, aber bei durchfallendem Licht. Vergr. 25fach.

Fig. 3. *Phels. mad.*: Hautstück vom Rücken nach Zerstörung der Guanophoren; die Porphyrophoren und Melanophoren treten hervor; Fixierung in Formol; Einschluß in Balsam; durchfallendes Licht; Vergr. 25fach.

[1] Bei auffallendem Licht war die Unterlage der Präparate stets matt schwarz.

Fig. 4. *Phels. mad.*: Hautstück vom Rücken nach Zerstörung der Guano- und Porphyrophoren; nur die Melanophoren sind sichtbar; Fixierung in Formol; Einschluß in Balsam; durchfallendes Licht. Vergr. 25fach.

Fig. 5. *Phels. mad.*: Ungefärbtes Flächenpräparat der unteren Lage des straffen Coriums: Melanophoren; Fixierung in Formol; Einschluß in Balsam; durchfallendes Licht. Vergr. 25fach.

Fig. 6. *Phels. mad.*: Höckerschuppe des Rückens mit den zentralen und randständigen Melanophoren und den Porphyrophoren; fixiert in Formol, in Balsam eingeschlossen; durchfallendes Licht. Vergr. 78fach.

Fig. 7. *Phels. mad.*: Schuppe von der Bauchseite; die Porphyrophoren erscheinen als rötliche Bestäubung auf dem gelblichen Grunde der Guanophoren; in Alkohol fixiert, in Balsam eingeschlossen, bei auffallendem Licht; Vergr. 30fach.

Fig. 8. *Phels. mad.*: Die gleiche Schuppe wie in Fig. 7, bei durchfallendem Licht. Vergr. 30fach.

Fig. 9. *Phels. mad.*: Ungefärbter Schnitt durch eine Höckerschuppe des Rückens, bei auffallendem Licht betrachtet; nur die blau erscheinende Guanophorenschicht sichtbar. Fixierung in Alkohol. Vergr. 78fach.

Fig. 10. *Phels. mad.*: Ungefärbter Schnitt durch eine Schuppe der Bauchseite, bei auffallendem Licht betrachtet; nur die weiß erscheinenden Guanophorenschichten sind sichtbar. Fixierung in Alkohol. Vergr. 78fach.

Fig. 11. *Phelsuma lineatum*: Höckerschuppe des Rückens; in Balsam eingeschlossen, bei auffallendem Licht. Vergr. 80fach.

Fig. 12. *Phels. lin.*: Hautstück von der Schwanzbasis (Übergang vom Rücken zur Seite); in Balsam eingeschlossen; durchfallendes Licht. Von links nach rechts Übergang der Ochrophoren in Leucophoren. Fixierung in Formol. Vergr. 25fach.

Fig. 13. *Phels. lin.*: Schuppe von der Schwanzbasis, Mitte des Rückens, in Balsam eingeschlossen, durchfallendes Licht: Gelbliche und rötliche Guanophoren, sowie vereinzelte Porphyrophoren. Fixierung: Formol. Vergr. 117fach.

Fig. 14. *Phels. lin.*: Ähnliche Schuppe wie in Fig. 13, aber nach Zerstörung der Guanophoren; in Balsam eingeschlossen, durchfallendes Licht. Die Porphyrophoren treten nunmehr deutlich hervor. Fixierung: Formol. Vergr. 117fach.

Fig. 15. *Phels. lin.*: Schuppe von der Schwanzbasis seitlich, in Balsam eingeschlossen, bei durchfallendem Licht. Fixierung: Formol; Vergr. 117fach.

Fig. 16. *Phels. lin.*: Die gleiche Schuppe wie in Fig. 15 bei auffallendem Licht. Vergr. 117fach.

Fig. 17. *Phels. lin.*: Schuppen von der Bauchseite, in Balsam eingeschlossen bei durchfallendem Licht. Fixierung: Formol; grünliche und bräunliche Guanophoren. Vergr. 117fach.

Tafel IX.

Fig. 18. *Phels. mad.*: Melanophore aus der oberen Lage des straffen Coriums der Rückenhaut mit hellem Sphärenbezirk; Fixierung: Formol; Totalpräparat der Haut in Balsam. Vergr. 350fach.

Fig. 19. *Phels. mad.*: Melanophore aus der unteren Lage des straffen Coriums der Rückenhaut mit hellem Sphärenbezirk. Fixierung: Formol; Totalpräparat der Haut in Balsam. Vergr. 350fach.

Fig. 20. *Phels. mad.*: Porphyrophore aus der subepidermoidalen Schicht; Fixierung: Formol; Totalpräparat der Haut in Balsam. Vergr. 710fach.

Fig. 21. *Phels. mad.*: Porphyrophore: heller Sphärenbezirk, verschiedene Größe der Pigmentkörnchen und stellenweise ihre Reihenanordnung kenntlich; Fixierung: Formol; Totalpräparat der Haut in Balsam. Vergr. 1500fach.

Fig. 22. *Phels. lin.*: Porphyrophore; spärliche, verschieden große Pigmentkörner. Fixierung: Formol; Totalpräparat der Haut in Balsam. Vergr. 710fach.

Fig. 23*a—c*. *Phels. mad.*: Schnittbilder durch Zellleiber von Porphyrophoren. *K.*, Kern; *S.*, Sphäre (= Centrosom); *Z.*, Centriol; *A.*, Strahlung (nur in *a* und *b* angedeutet sichtbar); *P.*, Pigmentkörnchen; Fixierung: Formol; Färbung: Eisenhämatoyxlin. Vergr. 1500fach.

Fig. 24*a—d*. *Phels. lin.*: Schnittbilder durch Zellleiber von Porphyrophoren. *K.*, Kern (nur in *a* und *b* sichtbar); *Z.*, Centriol; *S.*, Sphäre (= Centrosom; nur in *d* kenntlich, rot gefärbt); *P.*, Pigmentkörnchen; Fixierung: Formol; Färbung: Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin. Vergr. 1500fach.

Fig. 25. *Phels. lin.*: Flächenansicht eines Stückchens der Guanophorenschicht aus einem Rückenhöcker; feinkörniger Guaninkalk bei durchfallendem Licht, gelb (bei auffallendem blau). Totalpräparat der Haut. Fixierung: Formol. Vergr. 710fach.

Fig. 26. *Phels. lin.*: Flächenansicht eines Stückchens der Guanophorenschicht aus einer Rückenschuppe von der Schwanzbasis; feinkörniger Guaninkalk; bei durchfallendem Licht, gelb und rot (bei auffallendem blau bzw. grün). Totalpräparat der Haut; Fixierung: Formol; Vergr. 520fach.

Fig. 27. *Phels. lin.*: Flächenansicht eines Stückchens der Guanophorenschicht aus einer Rückenschuppe von der Schwanzbasis; ziemlich grobkörniger Guaninkalk; bei durchfallendem Licht, gelblich (bei auffallendem bläulich-weiß); Totalpräparat der Haut; Fixierung Formol; Vergr. 710fach.

Fig. 28. *Phels. lin.*: Flächenansicht eines Stückchens der Guanophorenschicht aus einer Schuppe von der Seite der Schwanzbasis; grobkörniger Guaninkalk; bei durchfallendem Licht, gelblichgrau (bei auffallendem gelblich-weiß). Totalpräparat der Haut; Fixierung: Formol; Vergr. 710fach.

Fig. 29. *Phels. lin.*: Flächenansicht eines Stückchens der Guanophorenschicht aus einer Bauchschuppe; ziemlich grobkörniger Guaninkalk; bei durchfallendem Licht, gelb, rot, grün (bei auffallendem blau, grün, rot); Totalpräparat der Haut; Fixierung: Formol; Vergr. 520fach.

Fig. 30. *Phels. lin.*: Flächenansicht sines Stückchens der Guano-

phorenschicht aus einer Schuppe der weißen Seitenlinie; ziemlich grobkörniger Guaninkalk; bei durchfallendem Licht, gelbrot, grün, blau (bei auffallendem blau, grün, rot, gelb[?]); Totalpräparat der Haut; Fixierung: Formol. Vergr. 520fach.

Fig. 31. *Phels. laticauda*: Schnitt durch die Epidermis einer Bauchschuppe. *a.*, basale Zellenlage der MALPIGHIschen Schicht, *b.*, obere Zelllagen der MALPIGHIschen Schicht; *c.*, Hornschicht (nicht ganz erhalten); Zellen der basalen Lage seitlich durch breite Lücken getrennt, die von fadenförmigen Brücken durchsetzt werden; in den Zellen der basalen Schicht parallel verlaufende Epithelfasern, die am oberen Ende der Zellen zu den kornartigen Brücken in Beziehung treten; Zelllücken der oberen Lage der MALPIGHIschen Schicht schmäler, meist von kornartiger, seltener (rechts in der Figur) von fädigen Brücken durchsetzt, die an verschiedenen Stellen im flächenhaften Anschnitt erscheinen. Epithelfasern in dieser Schicht als feine, wabig-streifige Struktur sichtbar. Fixierung: Formol; Färbung: Eisenhämatoxylin. Vergr. 1500fach.

Fig. 32. *Phels. laticauda*: Sinnesorgan am Hinterrand einer Bauchschuppe im Längsschnitt; *B*, Borste; *D*, Deckel; *Sz*, Sinneszellen; Fixierung: Formol; Färbung: Eisenhämatoxylin. Vergr. 1020fach.

Fig. 33 *a* u. *b*. *Phels. mad.*: Schnitt durch zwei Bläschenzellen aus der subepidermoidalen Schicht einer Rückenschuppe. Fixierung: Formol; Färbung: Eisenhämatoxylin. Vergr. 1020fach.

Tafel X.

Fig. 34. *Phels. mad.*: Längsschnitt durch eine Höckerschuppe des Rückens. *E.*, Epidermis; *Sep.*, subepidermoidale Schicht; *o.*, obere, *z.*, Zwischen- *u.*, untere Lage des straffen Coriums (*K.*); *Sk.*, subkutane Schicht; *S.*, aufsteigende Stränge; *B.*, Blutgefäß; *N.*, Nerv; *Bz.*, Bläschenzelle; *P.*, Porphyrophore; *m.o.*, obere, *M.u.*, untere Melanophoren. Fixierung: Formol; Färbung: Eisenhämatoxylin, Pikrinsäure-Säurefuchsin. Vergr. 170fach.

Fig. 35. *Phels. mad.*: Längsschnitt durch eine Bauchschuppe. *E.*, Epidermis; *Sep.*, subepidermoidale Schicht; *o.*, obere, *z.*, Zwischen-, *u.*, untere Lage des straffen Coriums (*K.*); *Sk.*, subkutane Schicht; *S.*, aufsteigende Stränge; *Bz.*, Bläschenzellen; *B.*, Blutgefäß; *Fz.*, Fettzellen. Fixierung: Formol; Färbung: Eisenhämatoxylin, Pikrinsäure-Säurefuchsin. Vergr. 180fach.

Fig. 36. *Phels. mad.*: Schnitt durch die Epidermis und subepidermoidale Schicht einer Höckerschuppe des Rückens. *E.*, Epidermis; *Sep.*, subepidermoidale Schicht; *L.*, kollagene Grenzlamelle; *P.*, Porphyrophore; *G.*, Guanophore; *X.*, Xanthophoren (?); *Bz.*, Bläschenzelle; *M.o.*, obere Melanophore. Fixierung: Formol; Färbung: Eisenhämatoxylin, Pikrinsäure-Säurefuchsin. Vergr. 710fach.

Fig. 37. *Phels. mad.*: Schnitt durch die basalen Epidermiszellen (*E.*), die Epithelfasern zeigen, die kollagene Grenzlamelle (*L.*) und die in ihr endigenden, aufsteigenden Fasern der subepidermoidalen Schicht (*F.*) von einer Bauchschuppe. Fixierung: Formol; Färbung: Eisenhämatoxylin, Pikrinsäure-Säurefuchsin. Vergr. 710fach. (Vgl. Fig. 48, Taf. XI.)

Fig. 38. *Phels. lin.*: Längsschnitt durch eine Höckerschuppe des

Rückens. *E.*, Epidermis; *Sep.*, subepidermoidale Schicht; *o.*, *z.*, *u.*, obere, Zwischen-, untere Lage des straffen Coriums (*K.*). *Sk.*, Subcutis; *S.*, aufsteigende Stränge; *P.* Porphyrophore; *Bz.*, Bläschenzelle; *Fz.*, Fettzelle. Fixierung: Formol; Färbung: Eisenhämatoxylin, Pikrinsäure-Säurefuchsin. Vergr. 240fach.

Fig. 39. *Phels. lin.*: Schnitt durch die Epidermis und subepidermoidale Schicht einer Höckerschuppe des Rückens. *E.*, Epidermis; *L.*, kollagene Grenzlamelle; *Sep.*, subepidermoidale Schicht; *P.*, Porphyrophore; *G.*, Guanophore; *K.*, Kern einer Bindegewebszelle; K_1, Kern einer Guanophore. Fixierung: Formol; Färbung: Eisenhämatoxylin, Pikrinsäure-Säurefuchsin. Vergr. 1020fach.

Fig. 40. *Phels. laticauda.*: Längsschnitt durch eine Höckerschuppe des Rückens. *E.*, Epidermis; *Sep.*, subepidermoidale Schicht; *o.*, obere, *z.*, Zwischen-, *u.*, untere Lage des straffen Coriums (*K.*); *Sk.*, subkutane Schicht; *P*, die Melanophoren, welche bei dieser Form die Porphyrophoren vertreten; *M.*, Melanophoren; *Bz.*, Bläschenzellen; *Fz.*, Fettzellen. Fixierung: Formol; Färbung: Eisenhämatoxylin; Pikrinsäure-Säurefuchsin. Vergr. 240fach.

Fig. 41. *Phels. laticauda.*: Längsschnitt durch eine Bauchschuppe. *E.*, Epidermis; *Sep.*, subepidermoidale Schicht; *K.*, Corium; *S.*, aufsteigende Stränge; *Bz.*, Bläschenzellen; *Fz.*, Fettzellen. Fixierung: Formol; Färbung: Eisenhämatoxylin, Pikrinsäure-Säurefuchsin. Vergr. 170fach.

Fig. 42. *Phels. laticauda.*: Schnitt durch die unteren Lagen der MALPIGHIschen Schicht und den oberen Teil der subepidermoidalen Schicht. *E.*, Epidermis: die basalen Zellen seitlich durch Lücken getrennt, die von fädigen Brücken durchsetzt werden; mit gut entwickelten Epithelfasern, die zu den Zellbrücken am oberen Ende dieser Zellen in Beziehung treten; die Lücken zwischen den oberen Epidermiszellen enger, die Brücken kornartig, die Epithelfasern feiner. *L.*, geradlinige kollagene Grenzlamelle; *Sep.*, subepidermoidale Schicht. Fixierung: Formol; Färbung: Eisenhämatoxylin u. Säurefuchsin. Vergr. 1500fach.

Fig. 43. *Phels. laticauda*: Schnitt durch die basalen Epithelzellen und den oberen Teil der subepidermoidalen Schicht. *E.*, Epidermis; die basalen, mit gut entwickelten Epithelfasern ausgestatteten Zellen sind an ihrer Unterseite in Zipfel ausgezogen, die den an die kollagene Grenzlamelle (*L.*) ansetzenden Fasern (*F.*) der subepidermoidalen Schicht (*Sep.*) entsprechen. Fixierung: Formol; Färbung: Eisenhämatoxylin, Säurefuchsin. Vergr. 1500fach.

Tafel XI.

Fig. 44. *Phels. mad.*: Schnitt durch die Haut von einer Höckerschuppe des Rückens. *E.*, Epidermis; *Sep.*, subepidermoidale Schicht; *o.*, obere, *u.*, untere Schicht des straffen Coriums (*K.*); *G.*, Guanophoren; *P.*, Porphyrophoren; *M.o.*, obere, *M.u.*, untere Lage der Melanophoren; *Bz.*, Bläschenzellen. Fixierung: Alkohol; ungefärbt. Vergr. 350fach.

Fig. 45. *Phels. mad.*: Schnitt durch die Haut von einer Bauchschuppe. *E.*, Epidermis; *Sep.*, subepidermoidale Schicht; *o.*, obere, *u.*, untere Schicht des straffen Coriums *k.*; *Sk.*, subkutane Schicht; *G.*, Guanophoren; *Bz.*, Bläschenzellen. Fixierung: Alkohol. ungefärbt. Vergr. 350fach.

Fig. 46. *Phels. mad.*: Schnitt durch die Haut einer Höckerschuppe des Rückens. *E.*, Epidermis; *Sep.*, subepidermoidale Schicht; *o.*, obere,

z., Zwischen-, *u.*, untere Lage des straffen Coriums; *e.L.*, elastische Lamelle; *K.*, Einziehungskegel der elastischen Lamelle an der Ursprungsstelle einer elastischen Faser; *e.F.*, aufsteigende elastische Fasern mit ihren Verzweigungen. Fixierung: Formol; Elastinfärbung nach WEIGERT. Vergr. 520fach.

Fig. 47. *Phels. mad.*: Schnitt durch die Haut einer Bauchschuppe. *E.*, Epidermis; *Sep.*, subepidermoidale Schicht; *o.*, obere, *u.*, untere Lage des straffen Coriums; *Sk.*, subkutane Schicht; *e.L.*, elastische Lamelle; *K.*, Einziehungskegel derselben; *e.F.*, aufsteigende elastische Fasern; *Eb.*, Endbüschel der elastischen Fasern, das mit seinen Verzweigungen die subepidermoidale Schicht durchsetzt. Fixierung: Formol; Elastinfärbung nach WEIGERT. Vergr. 170fach.

Fig. 48. *Phels. mad.*: Schnitt durch die basalen Epidermiszellen (*E.*) und den oberen Teil der subepidermoidalen Schicht. *L.*, collagene Grenzlamelle; *k.*, collagene Fasern; *e.F.*, die mit diesen aufsteigenden elastischen Fasern. Fixierung: Formol; Elastinfärbung nach WEIGERT. Vergr. 710fach. (Vgl. Fig. 37, Taf. XXX.)

Fig. 49. *Tarentola mauritanica*: Längsschnitt durch eine Bauchschuppe. *E.*, Epidermis; *K.*, Cutis; *Sk.*, subkutane Schicht; *O.*, Verknöcherungen; *Fz.*, Fettzellen; *e.L.*, elastische Lamelle; *e.F.*, elastische Fasern. Fixierung: Alkohol; Elastinfärbung nach WEIGERT. Vergr. 170fach.

Fig. 50. *Tar. maur.*: Eintreten der elastischen Fasern (*e.F.*) aus dem unteren Teil des straffen Coriums in eine Hautverknöcherung (*O.*). Fixierung: Alkohol; Elastinfärbung nach WEIGERT. Vergr. 710fach.

Fig. 51. *Tar. maur.*: Austreten der elastischen Fasern (*e.F.*) aus einer Hautverknöcherung *O.* in die subepidermoidale Schicht. Fixierung: Alkohol; Elastinfärbung nach WEIGERT. Vergr. 710fach.

Fig. 52. *Tar. maur.*: elastische Fasern (*e.F.*) zwischen den Fettzellen (*Fz.*). Fixierung Alkohol; Elastinfärbung nach WEIGERT. Vergr. 710fach.

Fig. 53. *Tar. maur.*: Junges Tier. Schnitt durch das Hinterende einer Bauchschuppe. *E.*, Epidermis; *Sep.*, subepidermoidale Schicht; *K.*, Corium; *Sk.*, Subcutis; *e.F.*, elastische Fasern. Fixierung: Eisessig-Sublimat. Elastinfärbung nach WEIGERT. Vergr. 710fach.

Tafel XII.

Fig. 54*a*, *b*, *c*. *Tar. maur.*: Melanophoren des straffen Coriums aus der Kehlgegend. *a*, mit centraler Pigmentballung, *b*, vereinzelte Ausläufer mit Pigment erfüllt, *c*, mit peripherer Verteilung des Pigmentes. Aus einem Totalpräparat der in Alkohol fixierten Haut in Balsam nach Zerstörung der Guanophoren und Entkalkung der Verknöcherungen. Vergr. 350fach.

Fig. 55. *Tar. maur.*: Junges Tier. Schnitt durch den centralen Teil einer Guanophore mit Kern. Fixierung: Eisessig-Sublimat, Färbung: Thionin. Vergr. 1020fach.

Fig. 56. *Tar. maur.*: Längsschnitt durch die Höckerschuppen des Rückens. *E.*, Epidermis; *Sep.*, subepidermoidale Schicht; *K.*, Corium; *Sk.*, subkutane Schicht; *M.*, Melanophoren; *O.*, Verknöcherung. Fixierung: Alkohol; Färbung: Eisenhämatoxylin, Pikrinsäure-Säurefuchsin. Vergr. 170fach.

Fig. 57. *Tar. maur.*: Längsschnitt durch einen großen Rückentuberkel. *E.*, Epidermis; *Sep.*, subepidermoidale Schicht; *K.*, straffes Corium; *Sk.*, subkutane Schicht; *M.*, Muskulatur; *O.*, Verknöcherungen; *M.*, Melanophoren.

Fixierung: Alkohol; Färbung: Eisenhämatoxylin, Pikrinsäure-Säurefuchsin; Vergr. 78fach.

Fig. 58. *Tar. maur.*: Längsschnitt durch eine Bauchschuppe. *E.*, Epidermis; *Sep.*, subepidermoidale Schicht; *K.*, straffes Corium; *Sk.*, subkutane Schicht; *O.*, Verknöcherungen; *Fz.*, Fettzellen. Fixierung: Alkohol; Färbung: Delafields Hämatoxylin, Orange-G. Vergr. 170fach.

Fig. 59. *Tar. maur.*: Schnitt durch eine Hautverknöcherung (*K.*). *B.*, die in die Verknöcherung eintretenden, in ihr verkalkten Bündel des straffen Coriums; *S.*, die Wachstumszonen der Knochensubstanz (blau); *Kz.*, Kerne von Knochenzellen. Fixierung: Alkohol; Färbung: Delafields Hämatoxylin, Orange-G. Vergr. 710fach.

Fig. 60. *Tar. maur.*: seitlicher Anschnitt einer Hautverknöcherung. *F.*, collagene Fasern (verkalkt) im Querschnitt; *K.*, zwischen ihnen befindliche Knochensubstanz; *Bk.*, Kerne von Bindegewebszellen. Fixierung: Alkohol; Färbung: Delafields Hämatoxylin, Orange G. Vergr. 710fach.

Fig. 61. *Tar. maur.*: Schnitt durch eine Hautverknöcherung. *K.*, Knochensubstanz; *Kz.*, Kern einer Knochenzelle; *S.*, Wachstumsschichtung der Knochensubstanz; *B.*, in die Verknöcherung eintretende, in ihr verkalkte Bündel collagener Fasern; B_1, austretende Faserbündel. Fixierung: Alkohol; Färbung: Eisenhämatoxylin, Pikrinsäure-Säurefuchsin. Vergr. 710fach.

Fig. 62. *Tar. maur.*: Durch Kalilauge isolierte, dann geglühte Verknöcherung im optischen Schnitt, in Balsam eingeschlossen. Vergr. 650fach.

Fig. 63. *Tar. maur.*: Trümmer einer durch Kalilauge isolierten, dann geglühten Verknöcherung, in Balsam eingeschlossen. Vergr. 1020fach.

Fig. 64. *Tar. maur.*: Aufsicht auf eine durch Glühen isolierte, in Balsam eingeschlossene Verknöcherung. *B.*, die verkalkten Fasern; *K.*, die zwischen ihnen befindliche Knochenmasse. Vergr. 1020fach.

Fig. 65. *Tar. maur.*: Junges Tier. Schnitt durch ein Sinnesorgan am Hinterrand einer Bauchschuppe. *I.*, abzuwerfende Epidermisgeneration; *B.*, Borste; *D.*, Deckel des Sinnesorgans; *H.*, Haare des Oberhäutchens der Epidermisgeneration *I*; B_1, D_1, H_1, das entsprechende bei der neugebildeten Epidermisgeneration *II*; *K.*, Hohlraum des Kanals; *Kw.*, Wand des Kanals; *Str.M.*, Stratum Malpighii; *Sz.*, Sinneszellen; *N*, Kerne der Deckelzellen. Fixierung: Eisessig-Sublimat; Färbung: Delafields Hämatoxylin, Pikrinsäure-Säurefuchsin. Vergr. 1020fach.

Fig. 66. *Tar. maur.*: Junges Tier. Schnitt durch ein Sinnesorgan am Hinterrand einer Bauchschuppe. *I.*, abzuwerfende Epidermisgeneration; *B.*, Borste; *D.*, Deckel des Sinnesorganes; *H.*, Haare des Oberhäutchens der Epidermisgeneration *I*; B_1, D_1, H_1, das entsprechende bei der neugebildeten Epidermisgeneration *II*; *K.*, Hohlraum des Kanals; *Str.M.*, Stratum Malpighii; *N.*, Kerne der Deckelzellen. Fixierung: Eisessig-Sublimat; Färbung: Eisenhämatoxylin, Pikrinsäure-Säurefuchsin. Vergr. 1020fach.

Ophioperla Ludwigi, nov. gen., nov sp.

Par

René Koehler

Professeur à l'Université de Lyon.

Avec la Planche XIII.

L'Expédition antarctique Française du »Pourquoi Pas?«, commandée par le Dr. J. Charcot, a recueilli une faune d'Échinodermes très riche dont l'étude m'a été confiée et qui renferme de nombreuses espèces nouvelles. Parmi celles-ci, une Ophiure doit faire le type d'un genre nouveau que j'appellerai le genre *Ophioperla*, et je la décrirai sous le nom d'*Ophioperla Ludwigi* en la dédiant à Monsieur le Prof. H. Ludwig.

Ophioperla nov. gen.

Le genre *Ophioperla* rappelle le genre *Ophioglypha*, mais la face dorsale du disque est uniformément recouverte de granules fins et serrés qui cachent complètement les plaques sous-jacentes, y compris les boucliers radiaux, lesquels sont absolument invisibles; ces granules disparaissent sur la face ventrale dont les plaques sont tout à fait nues, sauf vers la périphérie où les granules sont en voie de disparition. Les plaques de la face ventrale sont petites, inégales et assez nombreuses. Les autres caractères sont conformes à ceux du genre *Ophioglypha*; notamment il existe un peigne radial formé, à la base des bras et sur la face dorsale du disque, par quelques papilles allongées, très fortes et aplaties, qui se continuent en diminuant très rapidement de taille le long des fentes génitales. Les piquants brachiaux, dans la seule espèce connue, sont aplatis, lancéolés et au nombre de trois: leur longueur est égale à celle de l'article. Les écailles tentaculaires sont particulièrement développées sur le bord proximal des pores tentaculaires: elles sont au nombre de cinq à six à la base des bras et ces chiffres se maintiennent sur une bonne partie de la longueur des bras. Les fentes

génitales sont très développées et elles s'étendent depuis la périphérie du disque jusqu'au milieu des boucliers buccaux.

Le genre *Ophioperla* se rapproche des *Ophioglypha* par son organisation générale, mais il s'en écarte par les caractères de la face dorsale du disque qui sont très particuliers et rappellent plutôt ce que l'on connaît chez le genre *Ophioderma*, tandis que les écailles tentaculaires atteignent à la base des bras un développement inconnu dans le genre *Ophioglypha*.

Ophioperla Ludwigi nov. sp.

Chenal de Roosen. 64° 49′ 35″ S; 65° 49′ 18″ W. Profondeur 70 mètres. Trois échantillons.

Anse Ouest de la baie de l'Amirauté (Shetland du Sud). 62° 12′ S; 60° 55′ W. Profondeur 75 mètres. Deux échantillons.

Le diamètre du disque varie entre 15 et 19 millim.; les bras paraissent courts et aucun d'eux n'est complet; dans le plus petit échantillon, chez lequel le diamètre du disque est égal à 15 millim., l'un des bras, qui est conservé sur presque toute sa longueur, n'a pas plus de 26 millim. Dans un autre échantillon, chez lequel le diamètre du disque est égal à 16 millim., l'un des bras qui est presque entier atteint 30 millim. de longueur. D'une manière générale, les échantillons ne sont pas en parfait état de conservation.

Le disque est pentagonal et très épais; la face dorsale est plane et la face ventrale est légèrement convexe; les bords sont arrondis. Les bras sont courts, épais et forts, avec la face dorsale convexe; ils mesurent 4 millim. de largeur à leur base dans le plus grand échantillon.

La face dorsale du disque est uniformément couverte de granules arrondis, très fins et très serrés, qui cachent absolument les plaques sous-jacentes; ces granules deviennent un peu plus grossiers vers la périphérie du disque. Les boucliers radiaux sont également recouverts par ces granules sous lesquels ils disparaissent; toutefois, il reste à la périphérie de chaque bouclier une bande très mince qui n'est pas recouverte par les granules. Les papilles du peigne radial s'étendent, sans solution de continuité, d'un côté à l'autre à la base de chaque bras. Les premières papilles de chaque côté sont très développées et leur longueur dépasse 2,5 millim.: elles sont cylindriques ou légèrement aplaties avec l'extrémité arrondie. A leur suite, on observe de chaque côté cinq ou six papilles analogues, encore assez allongées quoique plus courtes, et qui sont placées sur le côté dorsal du disque; mais, dès qu'elles passent aux faces latérales, les papilles se raccourcissent très

rapidement, et, en arrivant sur la face ventrale, elles se réduisent, le long de la fente génitale, à de petits granules pointus, coniques, à peine plus hauts que larges, et qui se continuent jusqu'au bord du disque.

La face ventrale du disque offre, en dehors des boucliers buccaux, des plaques arrondies plus longues que larges et légèrement imbriquées; vers la périphérie du disque, ces plaques portent encore quelques granules identiques à ceux de la face dorsale, mais, en principe, toute cette face ventrale est nue. Les fentes génitales sont bien développées et elles s'étendent depuis le bord du disque jusqu'au milieu des boucliers buccaux qui sont légèrement échancrés au niveau du fond des fentes génitales.

Les boucliers buccaux sont de grosseur moyenne, plutôt même un peu petits; ils sont pentagonaux avec un angle proximal obtus limité par deux côtés droits, et un côté distal convexe se reliant par des angles arrondis aux bords latéraux qui sont plus ou moins excavés par le fond des fentes génitales. Les plaques adorales sont très allongées, quatre fois plus longues que larges, avec les côtés parallèles; leur bord proximal est légèrement échancré dans sa partie externe par les pores tentaculaires buccaux, et ils forment en dehors un lobe arrondi séparant le bouclier buccal de la première plaque brachiale latérale. Les plaques orales sont un peu plus larges, mais sensiblement plus courtes que les adorales, et elles sont limitées en dehors par les gros pores tentaculaires buccaux de la deuxième paire. Les papilles buccales sont petites, peu développées, et elles ne s'étendent pas sur toute la longueur des bords libres des plaques orales; elles sont coniques et fines, et leur taille augmente à mesure qu'on se rapproche de l'extrémité proximale des plaques orales. La papille impaire n'est pas plus grande que les voisines.

Les plaques brachiales dorsales sont de grande taille. Les premières sont très larges, beaucoup plus larges que longues, avec un côté proximal légèrement concave, plus court que le côté distal qui est large et convexe; les bords latéraux sont divergents. Ces plaques deviennent ensuite aussi longues que larges, puis, vers l'extrémité des bras, elles finissent par être un peu plus longues que larges, en même temps que le bord distal prend une forme très convexe.

La première plaque brachiale ventrale est grande, élargie transversalement et plus large que longue: elle offre un contour hexagonal avec un bord proximal étroit et échancré en son milieu; le bord distal est plus large, droit ou très légèrement concave; les bords latéraux sont

formés de chaque côté par deux très petits côtés faisant ensemble un angle obtus. Les plaques suivantes sont très grandes, quadrangulaires, plus larges que longues avec un bord proximal assez étroit, des bords latéraux divergents et un côté distal convexe rejoignant par des parties arrondies les bords latéraux. Puis le côté proximal devient de plus en plus court, et, au delà du disque, il finit par disparaître; les plaques sont alors triangulaires avec un angle proximal assez pointu, un côté distal convexe et des bords latéraux légèrement arrondis s'unissant au côté distal par des angles aigus. Dans la partie moyenne des bras, ce bord distal offre en son milieu un petit lobe plus ou moins marqué qui disparaît ensuite: les plaques prennent alors une forme demi-circulaire. Au delà de la huitième, elles cessent d'être contiguës.

Les plaques latérales sont très hautes; elles portent dans leur moitié supérieure, chacune trois piquants assez longs, égaux, aplatis, lancéolés, et dont la longueur égale celle de l'article. Ces piquants se continuent sur toute la longueur des bras. La moitié inférieure de la plaque porte les nombreuses écailles s'insérant sur le bord proximal de chaque pore tentaculaire.

Les pores tentaculaires sont très développés. Ceux de la première paire s'ouvrent dans les fentes buccales: ils offrent, sur leur bord proximal et externe, une demi-douzaine de papilles basses et égales, et, sur leur bord distal et interne, quatre à cinq papilles plus allongées que les précédentes. Sur les pores de la deuxième paire, les papilles proximales et externes s'allongent tandis que les papilles du bord opposé se raccourcissent sans que le nombre des papilles se modifie. Sur les pores de la troisième paire, les papilles proximales s'allongent encore et leur nombre peut arriver au chiffre huit sur les plus grands exemplaires, tandis que les papilles distales ne forment plus qu'une bordure peu importante renfermant trois ou quatre papilles très basses. La même disposition se retrouve sur les pores de la quatrième paire, avec réduction plus marquée des papilles distales. Enfin, sur les pores suivants, les papilles proximales seules persistent: elles restent toujours très allongées et leur nombre se maintient à six, puis à cinq sur une bonne partie de la longueur des bras; ce n'est que vers l'extrémité qu'on voit le nombre de ces papilles tomber à quatre et à trois seulement.

Chez les individus vivants, la face dorsale du disque et des bras était rouge brique légèrement orangé; la face ventrale était d'une couleur rose sur le disque et saumon sur les bras.

Je suis heureux de dédier cette Ophiure à Monsieur le Prof. H. Ludwig, dont j'admire grandement les beaux travaux sur les Échinodermes, et avec lequel je suis heureux d'avoir toujours eu les relations les plus cordiales.

Lyon, Novembre 1911.

Explication de la Planche XIII.

Fig. 1. *Ophioperla Ludwigi*; face ventrale. Grossissement 4.
Fig. 2. *Ophioperla Lugwigi*; face dorsale. Grossissement 4.

Über Asteronyx loveni M. Tr.

Von

Dr. Th. Mortensen
Kopenhagen.

Mit Tafel XIV—XVIII.

Seit einigen Jahren war mir eine eigentümliche junge Ophiuride aus dem Skagerak bekannt, die sich nicht wohl zu irgend einer der bisher aus diesem Gebiete bekannten Ophiuriden hinführen ließ. Als ich im Frühjahr 1911 einige Echinodermen, die vom dänischen Fischereiuntersuchungsdampfer »Thor« in dänischen Gewässern erbeutet waren, zur Untersuchung bekam, fand ich darunter neben derselben jungen Ophiuride einige Exemplare, die unzweifelhaft weitere Entwicklungsstadien dieser Jugendform repräsentierten, und die mit recht großer Wahrscheinlichkeit zu *Asteronyx loveni* hingeführt werden mußten.

Da es schon an sich von nicht geringer Bedeutung sein würde, die Jugendstadien dieser Art kennen zu lernen — es ist ja bisher unsre Kenntnis der Jugendformen der Euryaliden sehr gering — und außerdem diese Jugendstadien ungemein interessante Verhältnisse darzubieten schienen, habe ich Gelegenheit gesucht, mir mehr Material zu verschaffen, um die Umbildung der Jugendform zu der erwachsenen Form genauer studieren zu können. Gleichzeitig wünschte ich der Anatomie des *Asteronyx* ein eingehendes Studium zu widmen, denn die Anatomie der Euryaliden ist auch bisher nur sehr dürftig bekannt geworden. Die erwünschte Gelegenheit erbot sich sehr bald. Der »Thor« sollte eben in diesem Sommer (1911) wieder Untersuchungen im Skagerak ausführen; es wurde mir erlaubt, an dieser Untersuchungsfahrt teilzunehmen, und ich hoffte dann reichliches Material von sowohl jungen als erwachsenen Exemplaren zu bekommen. Die Art wurde ja früher von Dr. C. G. Joh. Petersen[1] in großer Anzahl dort gefunden, und auch der Leiter der Untersuchungen »Thors« in den dänischen

[1] Travlinger i Skagerak og det nordlige Kattegat i 1897 og 98. IX. Beretning fra den danske Biologiske Station. 1899.

Gewässern, Dr. A. C. Johansen, hatte sie früher dort in großer Menge bei seinen Untersuchungen gefunden.

Meine Hoffnung wurde nur teilweise erfüllt. Jugendstadien wurden an ein paar Stationen (Stat. 1569, 57° 48′ N. Br. 7° 40′ Ö. L. 440 bis 460 m, 21. VI. 1911; Stat. 1571, 58° 06′ N. Br. 9° Ö. L. 420—660 m 22. VI. 1911) in nicht unbedeutender Zahl gefunden, und zwar besonders solche, die etwas älter waren als die mir früher vorliegenden und somit besonders wertvoll; dagegen wurde nur ein einziges mittelgroßes Exemplar erbeutet, und von erwachsenen kein einziges. Die erwachsenen *Asteronyx* scheinen im Skagerak ausschließlich auf *Funiculina quadrangularis* (Pall.) vorzukommen[1], die hier stellenweise ganze Wälder bildet; aber nur ein einziges Exemplar von *Funiculina* wurde auf dieser Fahrt erbeutet. Auf *Kophobelemnon stelliferum* (O. F. Müll.), die fast überall in großer Menge erbeutet wurde, fanden sich keine *Asteronyx*.

Da somit das nötige Material für ein eingehendes Studium der Anatomie von *Asteronyx loveni* nicht beschafft werden konnte (das aus früherer Zeit im Kopenhagener Museum vorhandene Material ist für eine anatomische Untersuchung nicht wohl geeignet), habe ich es vorläufig aufgeben müssen, diesen Teil der Aufgabe aufzunehmen und mich im wesentlichen darauf beschränken, die Umbildung der Jugendform in die erwachsene Form zu verfolgen, eine Aufgabe, die sich als unerwartet interessant erwies.

Ich benutze die Gelegenheit, Herrn Dr. A. C. Johansen, dem Leiter der Untersuchungsfahrt des »Thor«, meinen herzlichen Dank zu sagen für sein liebenswürdiges Entgegenkommen und sein Bemühen, mir zum erwünschten Material zu verhelfen.

Das Studium der Jugendformen der Ophiuren hat bisher nur geringe Aufmerksamkeit gefunden. Einzelne jugendliche Stadien sind zwar öfters abgebildet worden, wie von Joh. Müller, Lyman, Verrill, Grieg, aber ein eingehenderes Studium hat ihnen nur Ludwig gewidmet. In seiner Abhandlung »Jugendformen von Ophiuren«[2] macht er darauf aufmerksam, daß ein solches Studium »für ein tieferes Eindringen in die Morphologie der Ophiuren und die natürlichen Verwandschaftsbeziehungen der Gattungen und Arten sowie auch für die

---

[1] Auf *Pavonaria finmarchica* (M. Sars) und *Halipteris Christii* (Kor. u. Dan.) wird die *Asteronyx* doch sicher ebenso vorkommen; diese zwei Pennatuliden sind aber viel seltener im Skagerak als *Funiculina*, das Vorkommen von *Halipteris* dort sogar nicht sicher.

[2] Sitzber. Akad. d. Wiss. Berlin. XIV. 1899. S. 210—235.

systematische Feststellung der Arten selbst« von Wichtigkeit sei, wie er denn auch schon auf Grund der untersuchten Jugendformen von verschiedenen viviparen Ophiuren mehrere wichtige Punkte hervorheben konnte, die sich als von allgemeiner Bedeutung erwiesen.

Die hier dargelegten Untersuchungen haben LUDWIGS Behauptungen nur bestätigen können. Es ist mir denn eine besondere Freude, dem hochverehrten Jubilar, dem so hochverdienten Echinodermen-Forscher diese Studie über die postlarvale Entwicklung von *Asteronyx loveni* widmen zu können.

I.

Es liegen bisher nur sehr wenige Beobachtungen über jugendliche Stadien von *Asteronyx* in der Literatur vor, wie überhaupt über Jugendstadien von Euryaliden. LYMAN gibt in seinen »Blake« Ophiuroidea[1] pl. VIII, fig. 136—138 Umrißfiguren einer jungen *Asteronyx loveni* ohne irgendwelche genauere Angaben; es wird kaum zu viel gesagt sein, wenn man diese Figuren als ziemlich wertlos charakterisiert. Nicht viel besser steht es mit den Figuren einer jungen *Asteronyx loveni*, ebenso ohne genauere Angaben, die von VERRILL in seinen »Results of the Explorations made by the Steamer "Albatross" off the Northern Coast of the United States in 1883«[2] pl. XX, fig. 54 *a—c* gegeben werden. — In seiner Bearbeitung der Ophiuriden der Norwegischen Nordmeer-Expedition hat GRIEG ein junges Exemplar von *Asteronyx loveni* abgebildet (Taf. III, Fig. 22—23); hier wird doch wenigstens die genaue Größe des Exemplars angegeben (6 mm Scheiben-Diameter), und auch andre Beobachtungen werden mitgeteilt; die Figuren sind aber wenig detailliert. Sämtliche besprochene Abbildungen repräsentieren zwar junge Exemplare, aber solche, die schon die Genitalspalten wohl entwickelt zeigen, und überhaupt nur in der Größe von den erwachsenen sich unterscheiden. Andre Angaben über junge *Asteronyx* habe ich in der Literatur nicht finden können[3]. Die eigentlichen Jugendstadien sind somit bisher unbekannt.

[1] Rep. on the results of dredging . . . in the the Caribbean Sea (1878—79), and on the East Coast of the U. S. (1880) by the U. S. Coast Survey Steamer "Blake". XX. Report on the Ophiuroidea. Bull. Mus. Comp. Zool. X. Nr. 6. 1883.

[2] Ann. Rep. Comm. Fish and Fisheries for 1883. Washington 1885.

[3] Unter der Beschreibung von *Asteronyx locardi* (Échinodermes, Campagne du Caudan«. Ann. de l'Université de Lyon. XXVI. 1896. p. 88) sagt Prof. KOEHLER: «La disposition des piquants brachiaux de l'*A. locardi* rappelle celle que différents auteurs, LYMAN, VERRILL et GRIEG, ont figurée chez de très jeunes *A. loveni*, dont le disque présentait quelques millimètres de diamètre seulement

Das jüngste vorliegende Stadium ist in Taf. XIV, Fig. 1—2 abgebildet. Es hat einen Scheibendurchmesser von fast 2 mm und eine Armlänge von 1,5 mm (vom Munde an gerechnet). Vier Armglieder sind angelegt; die erste Ventralplatte ist groß, die zweite nur an einem Arm deutlich. Was am meisten auf der Ventralseite auffällt, sind die zwei großen Platten, die in jedem Interbrachialraum liegen und fast bis zum Ende des zweiten Armgliedes reichen; es sind, wie die späteren Stadien zur Genüge zeigen, die Seitenmundschilder. Auf der Dorsalseite liegt eine Rosette von großen Platten, eine centrale und fünf radial gelagerte, die die äußere Hälfte des ersten Armwirbels frei lassen. Eine nackte Haut, die den Winkel zwischen den großen radialen Platten in jedem Interbrachialraum einnimmt, reicht nur halbwegs zum Rande, d. h. der Scheibenrand wird von den großen Seitenmundschildern weit überragt. Bemerkenswert ist ferner das große, fast herzförmige Endglied (Terminale). Dorsalplatten fehlen, und Armstacheln sind noch nicht angelegt. Die Wirbel, die an der Dorsalseite nackt liegen, lassen schon hier ihren doppelten Charakter nicht mehr deutlich erkennen.

Auf dieses Stadium folgt ein andres (Taf. XIV, Fig. 4), das so sehr davon verschieden ist, daß man ohne Kenntnis solcher Zwischenstadien wie das in Taf. XIV, Fig. 3 dargestellte, es kaum als eine weitere Entwicklungsstufe derselben Art hätte erkennen können. Der wesentliche Unterschied vom ersten Stadium liegt in der auffallenden Reduktion der Seitenmundschilder und in der gänzlich verschiedenen Form des Endgliedes der Arme. Das Tier mißt in diesem Stadium auch nur etwa 2 mm im Scheibendurchmesser; die Arme sind 6—7 mm lang und etwa 20 Armwirbel sind angelegt. Die großen Platten auf der Dorsalseite der Scheibe fangen an resorbiert zu werden. Die Scheibe hat sich über die Seitenmundschilder schon ziemlich weit hinausgedehnt und reicht bis zum Anfang des zweiten Armgliedes.

Von diesem Stadium an ist die Umbildung nur gering. Die junge *Asteronyx*, die sich wesentlich nur durch ihre geringe Größe von der erwachsenen Form (Taf. XVII, Fig. 1—4) unterscheidet, zeigt als auffälligste Veränderung das Verschwinden der Scheibenrosette und den Übergang der Terminalplatte zur definitiven Form (Taf. XVI, Fig. 7). Dieser Übergang ist nun so sonderbar, daß es mir lange zweifelhaft

---

et chez lesquels les ouvertures génitales n'existaient pas.« In den oben zitierten Abbildungen von den genannten Autoren sind die Genitalspalten deutlich angegeben; da, so viel ich habe finden können, keine andern Abbildungen von jungen *Asteronyx* von diesen oder andern Forschern gegeben sind, wird hier wohl ein Fehler von KOEHLER vorliegen.

schien, ob doch die besprochenen Jugendstadien zu *Asteronyx loveni* gehören könnten; als ich aber ein Exemplar fand, in dem die vier Arme die Endglieder, wie in Taf. XIV, Fig. 4 dargestellt, hatten, der fünfte Arm aber schon das Endglied von beinahe derselben Form wie bei den erwachsenen aufwies, konnte kein Zweifel mehr bestehen, daß eine solche Umbildung wirklich stattfindet. Nachher habe ich außerdem noch andre Übergangsstadien gefunden.

Nach dieser summarischen Darstellung der Jugendformen dürfte es zweckmäßig sein, die Umbildung der einzelnen Teile der jungen Tiere nach der Reihe etwas eingehender zu besprechen.

Die Mundpapillen. Im jüngsten vorliegenden Stadium ist nur eine ziemlich große Papille an jeder Mundecke entwickelt, aber außerdem sind junge Anlagen von einem Paar Papillen nahe dem Apex vorhanden, und auch eine zweite Papille kann schon angelegt sein (Taf. XV, Fig. 1). Zähne sind nicht vorhanden; jede Mundecke trägt an der Spitze überhaupt nur die eine Papille. In einem Stadium, der Taf. XIV, Fig. 3 entsprechend, sind zwei solche Papillen (Zähne) übereinander an jeder Mundecke vorhanden; es hat sich hier oralwärts für die erste eine neue Papille (Zahn) gebildet, und ebenso werden die folgenden Zähne (etwa acht in jeder vertikalen Reihe bei erwachsenen Exemplaren) sich allmählich nach innen entwickeln. Die zuerst gebildete Papille an der Ecke bleibt eine Zeit lang die äußere, wird jedoch späterhin von einem Paar neuer Papillen überdeckt. Es erklärt sich somit die auffallende Tatsache, daß die jüngsten Stadien eine unpaare Papille, die späteren ein Paar Papillen an der Spitze jeder Mundecke tragen (vgl. Taf. XV, Fig. 1—6, Taf. XVI, Fig. 12). Wie bei einem Vergleich der Fig. 3 und 4, Taf. XV hervorgeht, kann in der zeitlichen Ausbildung der Mundpapillen einige Variation herrschen; im älteren Stadium, Fig. 4, sind die Papillen deutlich kleiner als im jüngeren, Fig. 3.

Von den Mundeckstücken ist nichts besonderes zu sagen, außer daß sie in dem jüngsten Stadium ganz dünn und flach sind, um dann allmählich dicker zu werden; nach außen werden sie etwas verbreitert und gleichzeitig tief eingesenkt, während das innere Ende buckelförmig erhöht wird (Taf. XV, Fig. 1—6, Taf. XVI, Fig. 12). Es soll ferner noch bemerkt werden, daß die Peristomalplatten im jüngsten vorliegenden Stadium von einem Paar ganz kleiner isolierter Platten in jedem Interradius repräsentiert sind. Auch bei den erwachsenen finde ich sie paarig, unverwachsen, gegen die Angabe Lymans (»Challenger« Ophiuroidea, S. 285), daß »the peristomial plate is large, transverse oval, and in a single piece«.

Von besonderem Interesse erweisen sich die Seitenmundschilder. Wie schon oben hervorgehoben, sind sie im jüngsten Stadium von ganz ungewöhnlicher Größe. Sie nehmen den ganzen Interbrachialraum ein, die eigentliche Scheibe weit überragend (Taf. XIV, Fig. 1—2, Taf. XV, Fig. 1). Die ersten Seitenarmplatten werden ganz, und die zweiten mehr als die Hälfte davon eingeschlossen. In diesem Stadium haben sie nun die Höhe ihrer Entwicklung erreicht. Bei dem in Taf. XIV, Fig. 3 abgebildeten Stadium fangen sie offenbar schon an resorbiert zu werden (vgl. Taf. XV, Fig. 2), und in den folgenden Stadien (Taf. XIV, Fig. 4, Taf. XV, Fig. 3—6) werden sie so stark an Größe reduciert, daß sie nur bis zum adoralen Ende der ersten Seitenarmplatten reichen, d. h. etwa die äußeren drei Viertel dieser Platten werden resorbiert. Gleichzeitig erweitern sie sich allmählich am adradialen Ende, bis sie sich an die erste Ventralplatte anschließen, indem gleichzeitig das erste Saugfüßchen nach innen rückt und tief und halb verdeckt in den Mundwinkel zu liegen kommt (Taf. XV, Fig. 3—6, Taf. XVI, Fig. 12). Im folgenden behalten sie diese Form und Lage bei und nehmen allmählich wieder mit den übrigen Teilen des Skelets an Größe zu. Die Bedeutung dieser merkwürdigen Umbildung wird unten (S. 279) besprochen.

Die Mundschilder, die auch bei den erwachsenen klein und unscheinbar bleiben, kommen auffallend spät zur Entwicklung; in dem Stadium, das in Taf. XIV, Fig. 4 repräsentiert ist, fehlen sie noch gänzlich. In Taf. XV, Fig. 6, d. h. in einem Exemplar von 3,5 mm Scheibendurchmesser und etwa 25 mm Armlänge, sind sie eben in Bildung begriffen; in diesem Exemplar war die Madreporenplatte und das Mundschild des einen anstoßenden Interradius gebildet, in den drei ändern Interradien war das Mundschild eben als eine kleine Platte angelegt, und zwar im Winkel zwischen den Seitenmundschildern, also am definitiven Platz. Das Mundschild wird also bei *Asteronyx* nicht an der Dorsalseite angelegt, wie es von Ludwig früher bei *Amphiura squamata* konstatiert wurde[1] und später auch bei *Amphiura magellanica* Ljungm., *A. patagonica* Ljungm. und wohl auch *Ophiacantha vivipara* Ljungm. gefunden wurde[2]. Die von Ludwig aufgestellte Regel, daß die Mundschilder der Ophiuren ursprünglich an der Dorsalseite der Scheibe liegen, aber frühzeitig auf die Ventralseite rücken (Op. cit. S. 212), hat somit nicht allgemeine Gültigkeit.

Die Seitenarmplatten (Adambulacralplatten) sind auch, wie

[1] Morphologische Studien an Echinodermen. II. 2. Hft. 1882. Zur Entwicklungsgeschichte des Ophiurenskelettes. S. 106.

[2] Jugendformen von Ophiuren.

die Seitenmundschilder, bedeutenden Veränderungen im Verlaufe der Entwicklung unterworfen, obwohl nicht gar so auffallenden wie jene. Im jüngsten Stadium (Taf. XIV, Fig. 1—2, Taf. XV, Fig. 1, 7) sind sie verhältnismäßig groß, in der ventralen Mittellinie vollständig zusammenstoßend, während sie auf der Dorsalseite einen ziemlich breiten Raum in der Mitte frei lassen. Im Verlaufe der weiteren Entwicklung werden sie in der ventralen Mittellinie getrennt, zum Teil wenigstens durch Resorption an dem adradialen Rande; vgl. Taf. XV, Fig. 1—6 und Taf. XVI, Fig. 12. Die Trennung der Platten rückt allmählich an den Armen weiter hinaus. Noch im Stadium mit den großen korbförmigen Terminalplatten stoßen die äußeren Seitenarmplatten in der Mittellinie zusammen (vgl. Taf. XVI, Fig. 6); bei den erwachsenen sind sie dagegen von Anfang an getrennt (Taf. XVI, Fig. 7). Es herrscht übrigens eine nicht geringe Variation in bezug auf die Resorption am adradialen Rande der Platten. Dies geht aus einem Vergleich der Fig. 3 und 4, Taf. XV hervor. In Fig. 3 sind die ersten Seitenplatten schon deutlich getrennt, während die folgenden noch zusammenstoßen. In Fig. 4, die ein etwas älteres Stadium repräsentiert, sind die ersten Seitenplatten noch nicht getrennt, während dies bei den folgenden deutlich der Fall ist.

Gleichzeitig mit dem Auseinanderrücken der Seitenplatten auf der Ventralseite werden sie auch an der Dorsalseite verschmälert und zuletzt erscheinen sie nur als kleine Vorsprünge an den Seiten der Armwirbel (Taf. XV, Fig. 7—10). Bei den erwachsenen haben sie eine eigentümliche Gestalt, indem sie aus einer schmalen adoralen Verlängerung und einer distalen verbreiterten Platte bestehen; letztere trägt an ihrem äußeren Rande die Stacheln (Taf. XVI, Fig. 3—5). Sie sind so gestellt, daß der stacheltragende Rand ziemlich stark hervorspringt (Taf. XVI, Fig. 11).

Die ersten Seitenarmplatten sind im jüngsten Stadium sehr verschieden von den folgenden, wegen des durch die großen Seitenmundschilder stark eingeengten Raumes. Nachdem letztere die Umbildung erfahren haben und diese Seitenplatten somit den äußeren Rand frei bekommen, nehmen sie dieselbe Gestalt an wie die folgenden (vgl. Taf. XV, Fig. 1 bis 6, Taf. XVI, Fig. 12).

Die Ventralplatten. Im jüngsten Stadium (Taf. XIV, Fig. 2, Taf. XV, Fig. 1) ist nur die erste Ventralplatte ausgebildet, und zwar als eine ziemlich große, ungefähr rhombische Platte; die zweite Ventralplatte ist an dem in Taf. XIV, Fig. 2 abgebildeten Exemplar an einem Arm vorhanden, an einem andern Arm eben angelegt (Taf. XV,

Fig. 1). Im folgenden Stadium (Taf. XIV, Fig. 3) sind die Ventralplatten regelmäßig entwickelt, nur auf den zwei bis drei äußersten Armgliedern noch nicht angelegt; ebenso in dem in Taf. XIV, Fig. 4 dargestellten Stadium (vgl. Taf. XVI, Fig. 6). Die Form der Platten ist ein wenig unregelmäßig (Taf. XV, Fig. 2—5); nur die große erste Ventralplatte behält ihre regelmäßige Form.

Mit dem Auseinanderweichen der Seitenarmplatten in den folgenden Stadien erfolgt nun eine auffallende Veränderung mit den Ventralplatten. Die bei der Resorption der Innenränder der Seitenplatten entstandenen Räume werden nur teilweise durch Vergrößerung der Ventralplatten ausgefüllt; es werden dagegen neue Ventralplatten außer der schon vorhandenen angelegt, so daß an jedem Armglied zwei bis drei Ventralplatten aufeinander folgen (Taf. XV, Fig. 6). Wie aus dieser Figur ersichtlich, werden die secundären Ventralplatten von Anfang an teilweise von den primären überdeckt. Bei den erwachsenen ist die Ventralseite der Arme in der Mittellinie von einem Pflaster solcher mehr oder weniger regelmäßiger Platten bedeckt (Taf. XVI, Fig. 12); im äußeren Teil der Arme sind sie verhältnismäßig länger und schmäler, und von ziemlich glasartiger Struktur, mit wenigen oder gar keinen Löchern (Taf. XVI, Fig. 9). Von nicht geringem Interesse ist es, daß bei der Anlage der Ventralplatten an den äußeren Gliedern der Arme von erwachsenen Exemplaren die primären Ventralplatten nicht länger unterschieden werden können; sämtliche Platten werden gleichzeitig angelegt (Taf. XVI, Fig. 8). Die Anlagen der Ventralplatten fangen hier erst auf etwa dem 20. Gliede, von der Armspitze aus gerechnet, an.

Die erste Ventralplatte ändert allmählich ihre Form etwas, indem sie sich ein wenig oralwärts verlängert, wo sie dann nach innen umbiegt. Während diese Platte in den jüngeren Stadien die größte sämtlicher Ventralplatten ist, bleibt sie bei den erwachsenen hinter den folgenden Platten an Breite weit zurück (vgl. Taf. XV, Fig. 1—6, Taf. XVI, Fig. 12).

Es sei noch bemerkt, daß man in den Stadien Taf. XIV, Fig. 3—4 unter dem proximalen Ende der ersten Ventralplatte eine kleine, vertical gestellte Platte findet (Taf. XV, Fig. 2—5). Sie repräsentiert unzweifelhaft die innere, eigentlich erste Ventralplatte.

In den Beschreibungen von *Asteronyx*, die in der Literatur vorliegen, werden Ventralplatten meistens nicht erwähnt, was sich auch leicht erklärt; denn selbst an getrockneten Exemplaren sind diese Platten im allgemeinen nicht deutlich zu erkennen. Nur wenn die Haut durch Behandlung mit Javellewasser teilweise entfernt ist, treten

sie beim nachherigen Trocknen deutlich hervor, wie in Taf. XVI, Fig. 12 dargestellt. Lyman allein spricht von Ventralplatten bei *Asteronyx* (»Challenger«-Ophiuroidea, S. 285), indem er angibt, daß die Seitenarmplatten »are connected by a small shapeless under arm plate«. Daß diese Angabe wenig zutreffend ist, geht aus dem oben über die Ventralplatten mitgeteilten zur Genüge hervor.

Die Dorsalplatten. In den jüngsten Stadien sind die Arme an der Dorsalseite ganz nackt, die Wirbel nur von weicher Haut bedeckt. In dem Stadium mit den korbförmigen Terminalien sind einige unregelmäßige, dünne Kalkplatten in dieser Haut zum Vorschein gekommen (Taf. XV, Fig. 10), eine oberhalb jeder Seitenarmplatte (erst vom zweiten Gliede an sind sie regelmäßig vorhanden). Wie aus Taf. XVI, Fig. 10 (die nach einem Exemplar von 3,5 mm Scheibendurchmesser gezeichnet ist) hervorgeht, werden allmählich mehrere solche Platten gebildet; es liegen hier zwei bis drei Platten jederseits auf jedem Gliede, nämlich eine größere Platte oberhalb der Seitenarmplatte und proximal dazu, im Winkel zwischen diesen Platten, noch eine oder zwei kleinere. Später kommen noch mehrere hinzu. Allmählich erweitern sich diese Platten nach oben, wo jedoch eine schmale Mittellinie lange nackt bleibt. Zuletzt wird aber die dorsale Haut der Arme von solchen dünnen Gitterplatten ganz bedeckt, aber nur über den Wirbeln; über den Zwischenräumen zwischen den Wirbeln bleibt die Haut auch bei den erwachsenen ohne Einlagerung solcher Platten. Die Existenz dieser Platten bei erwachsenen Tieren kann nur an der abpräparierten und aufgehellten Haut deutlich erkannt werden.

Es ist einleuchtend, daß diese Platten den Dorsalplatten andrer Ophiuren nicht homolog sein können. Bisweilen bildet sich zwar eine eigene Platte in der dorsalen Mittellinie, aber ganz unregelmäßig, selten auf mehreren Gliedern nacheinander; vielleicht repräsentieren diese Platten die Dorsalplatten, was mir jedoch recht unwahrscheinlich dünkt. Eher möchte ich als Dorsalplatten diejenigen Platten auffassen, die ich bei einem Exemplare von 3,5 mm Scheibendurchmesser zwischen den äußeren Enden der Radialschilder fand; an einem Arm dieses Exemplars befand sich auch am ersten Gliede eine solche mediane, dorsale Platte. Es bleibt aber immerhin unsicher, ob man hierin Spuren der Dorsalplatten sehen darf. Was M. Sars (»Norges Echinodermer« p. 7) als Dorsalplatten beschreibt, sind die Wirbel selbst, wie sie beim Trocknen durch die Haut sichtbar werden; seine Beschreibung läßt darüber keinen Zweifel übrig (vgl. Taf. XVI, Fig. 11).

Die Terminalia unterliegen während den Jugendstadien so großen

Veränderungen, daß man es, wie oben (S. 267) dargestellt, von vornherein kaum für möglich halten würde, daß alles nur verschiedene Stadien einer und derselben Art sind. Im jüngsten Stadium (Taf. XIV, Fig. 1—2, Taf. XV, Fig. 1) ist die Terminalplatte ungefähr herzförmig, am oralen Ende etwas breiter als das letzte Armglied; distal wird sie eingeengt. Der Außenrand ist meistens in zwei bis drei kurze Dornen ausgezogen. Auf der Ventralseite hat die Platte einen medianen oralen Vorsprung, der sich zwischen die zwei äußeren Seitenplatten hineinschiebt ohne sie jedoch zu trennen. Im folgenden Stadium (Taf. XIV, Fig. 3) sind die Terminalia viel schmäler, beinahe cylindrisch, um dann im nächsten Stadium (Taf. XIV, Fig. 4, Taf. XVI, Fig. 6) sich wieder zu erweitern, und zwar ins distale Ende, so daß sie korbförmig werden. Am Außenrande biegt sich die Haut etwas nach innen um. Die mediane orale Verlängerung auf der Ventralseite ist etwas größer, trennt das äußere Paar Seitenplatten gänzlich und reicht zum zweiten Paar hinan.

Von dieser Form geht die Terminalplatte nun in die der erwachsenen über, und zwar geht diese Umbildung recht schnell vor sich: man kann junge Exemplare finden, bei denen an einigen Armen die Terminalplatte korbförmig ist, während sie an andern Armen schon beinahe die Form der erwachsenen erreicht hat. Diese Form ist in Taf. XVI, Fig. 7 dargestellt (und zwar in derselben Vergrößerung wie die Fig. 6); sie ist in der Mitte etwas geschwollen, in der äußeren Partie eingeengt, mit dem Außenrande unregelmäßig gezackt; nach innen hat sie eine ziemlich lange, schmale orale Verlängerung, die die drei bis vier äußeren Paare Seitenplatten trennt. Eine entsprechende Verlängerung findet sich auch auf der dorsalen Seite, so daß die äußeren Seitenplatten sozusagen in einer Seitenspalte der Terminalplatte stecken.

Die Stacheln. Im jüngsten vorliegenden Stadium sind Stacheln noch nicht angelegt; im nächsten Stadium (Taf. XIV, Fig. 3) sind solche an den äußeren Gliedern zum Vorschein gekommen, und zwar vom fünften Gliede an; es kommt nur noch ein Stachel an jeder Seitenplatte. Von jetzt an werden Stacheln beinahe gleichzeitig mit den Seitenplatten angelegt, und auch die inneren Glieder erhalten bald ihre Stacheln. Im Stadium mit den korbförmigen Terminalien fehlen Stacheln nur an dem ersten Paar Seitenplatten, wo sie überhaupt nie bei dieser Art, und wohl bei sämtlichen Arten der Gattung *Asteronyx*, vorkommen.

Der zuerst angelegte Stachel ist der untere; dann kommen andre außerhalb des ersten zum Vorschein; schon im Stadium mit den korbförmigen Terminalien haben einige der äußeren Glieder zwei Stacheln jederseits. Die Zahl der Stacheln nimmt mit dem Alter fortwährend

zu, bis acht oder neun an jeder Seitenplatte, oder noch mehr, sogar bis zwölf nach NORMAN[1], vorhanden sind.

Im Anfang sind die Stacheln einfach hakenförmig (Taf. XVI, Fig. 9, 10); allmählich kommen, an den unteren Stacheln wenigstens, mehrere Haken hinzu, indem neue sich außerhalb des erstgebildeten entwickeln. In Taf. XVI, Fig. 5 sieht man an der Spitze des zweiten unteren Stachels an jeder Seitenplatte einen solchen Haken im Begriffe sich zu bilden. Bekanntlich ist der untere Stachel jederseits beim erwachsenen *Asteronyx loveni* stark verlängert, an der Spitze an der Innenseite mit gekrümmten Haken besetzt, und von einer dicken Haut umgeben (Taf. XVI, Fig. 3, 4). Diese langen Stacheln werden von Anfang an nicht anders angelegt als die übrigen; an dem äußeren Teil der Arme mit diesem langen Stachel findet man den unteren Stachel von ganz derselben Form wie die übrigen, und alle Übergänge vom einfachen Haken bis zu dem langen hakenbesetzten Stachel findet man in der Reihe nacheinander, wenn man den Arm von der langstacheligen Partie aus nach der Spitze hin untersucht.

Die ersten Andeutungen der langen Stacheln findet man bei Exemplaren von etwa 15—20 mm Scheibendurchmesser. Bei einem Exemplar von 20 mm Scheibendurchmesser fand ich sie noch nicht angedeutet, während ich sie anderseits schon an einem Exemplar von 15 mm Scheibendurchmesser deutlich wahrnahm. Bei Exemplaren von 20—25 mm Durchmesser sind sie im allgemeinen deutlich, obwohl noch ziemlich klein. Sie fangen in der Regel erst ziemlich weit außerhalb der Scheibe an, im allgemeinen an dem 30.—40. Glied, bisweilen jedoch auch weiter hinaus; so habe ich sie bei einem Exemplar (30 mm Scheibendurchmesser) erst an dem 60. Glied gefunden. Anderseits habe ich an einem Exemplar aus den Färöer von etwa 28 mm Scheibendurchmesser die langen Stacheln schon vom zehnten bis fünfzehnten Glied an gefunden (vgl. auch das unten, S. 287, besprochene, auf Taf. XVIII abgebildete Exemplar).

Höchst auffallend ist es, daß diese langen Stacheln meistens nur an einigen der Arme ausgebildet werden, während an den andern Armen die Stacheln alle kurz und hakenförmig bleiben. Meistens haben nur zwei oder drei Arme die langen Stacheln, seltener nur einer oder vier. An allen fünf Armen habe ich sie nur ausnahmsweise gefunden, wie an dem oben erwähnten Exemplar von 28 mm Scheibendurchmesser, und ebenso an einem sehr großen Exemplar von 45 mm Durchmesser (vom etwa 20. Armgliede an); an letzterem waren die langen Stacheln

[1] A. M. NORMAN, British Echinodermata. I. Crinoidea, Ophiuroidea, Asteroidea. Ann. Mag. Nat. Hist. 3rd Ser. XV. 1865. p. 106.

an dem einen, kürzeren Arm nur an einer ganz kurzen Strecke vorhanden. Es ist wahrscheinlich, daß sie bei sehr großen Exemplaren regelmäßig an allen Armen vorkommen; ebenso scheint es, daß sie allmählich weiter nach innen an den Armen zur Ausbildung kommen.

Dieser Unterschied der Stacheln steht mit einem auffallenden Unterschied in der Größe der Arme in Verbindung. Die Arme mit den langen Stacheln sind fast immer bedeutend länger und kräftiger als die mit nur hakenförmigen Stacheln; z. B. finde ich bei einem Exemplar von 35 mm Scheibendurchmesser den längsten Arm (der auch noch regeneriert war) etwa 300 mm lang, den kürzesten (der unbeschädigt war) etwa 150 mm. Auch die Breite der Arme ist sehr verschieden, wie von H. Lym. Clark in »North Pacific Ophiurans in the Collections of the U. S. National Museum« (Bull. Smiths. Inst. 75. 1911. p. 287.) bemerkt wurde. Der Unterschied in der Länge der Arme kommt schon früh zum Vorschein. So finde ich an einem Exemplar von 2,8 mm Scheibendurchmesser die Arme deutlich verschieden an Länge: der längste Arm 10 mm, der kürzeste nur 6 mm. (Das Exemplar hatte noch korbförmige Terminalia.) An einem Exemplar von 5 mm Durchmesser war der längste Arm 45 mm, der kürzeste 30 mm. Es zeigt sich auch bei solchen Exemplaren, daß die langen Arme viel stärker wachsen als die kürzeren, wie aus der Zahl der jungen Glieder an der Spitze zu ersehen ist.

Es sei noch hervorgehoben, daß es nicht bestimmte Arme sind, die größer und mit langen Stacheln versehen sind. Wenn man die Arme nach der Lage zur Madreporenplatte bestimmt, findet man, daß es ganz regellos ist, welche groß und welche klein werden.

Dieser Dimorphismus der Arme scheint überhaupt der Gattung *Asteronyx* eigentümlich zu sein. In der Beschreibung von *Asteronyx dispar* Ltk. und Mrtsn.[1] wird dies Verhältnis als charakteristisch für die genannte Art hervorgehoben, sowie auch für eine andre dort beschriebene Art, *A. excavata*. H. Lyman Clark (Op. cit.) hebt mit Recht hervor, daß dies ebenso für *A. loveni* gilt und meint, »that it is probably a characteristic of sexually mature adults of any species in the genus«.

Die Scheibenplatten. Wie oben hervorgehoben, ist einer der am meisten auffallenden Charaktere der Jugendformen von *Asteronyx* die Existenz von großen Scheibenplatten, nämlich eine centrale und fünf radiäre Platten, die eine schöne, regelmäßige Rosette bilden und

[1] Lütken u. Mortensen, The Ophiuridae. Reports on an Exploration off the West Coasts of Mexico . . . by the U. S. Fish Comm. Steamer Albatross 1891. XXV. Mem. Mus. Comp. Zool. Vol. XXIII. Nr. 2. 1899. p. 185.

die ganze Rückenhaut bedecken, mit Ausnahme eines kleinen Stückes im Winkel zwischen je zwei radiären Platten[1] (Taf. XIV, Fig. 1). Da bekanntlich solche Platten bei den erwachsenen Tieren gänzlich fehlen, wird es von Interesse sein, deren Schicksal genauer zu verfolgen. In den ersten Stadien sind die Platten vollständig und decken gegenseitig ihre Ränder, wie aus Taf. XV, Fig. 8 und 9 hervorgeht. Bald fangen sie aber an, von den Rändern aus resorbiert zu werden. Im Stadium mit den korbförmigen Terminalien sind die Spuren der Resorption sehr deutlich (Taf. XV, Fig. 10), und allmählich zerfallen sie dann in kleine Stückchen (Taf. XVI, Fig. 1—2), so daß sie in Exemplaren von etwa 5 mm Scheibendurchmesser kaum mehr erkennbar sind. Die centrale Platte verschwindet vollständig; die Reste der radialen Platten scheinen dagegen mit den Radialschildern in engere Verbindung zu treten.

Die Radialschilder sind im jüngsten Stadium noch ganz klein, mit der proximalen Hälfte durch die primäre radiale Scheibenplatte verdeckt (Taf. XIV, Fig. 1, Taf. XV, Fig. 7). Es verlängert sich dann allmählich die äußere, frei liegende Partie, während die von der radialen Platte bedeckte Partie sich nur wenig vergrößert (Taf. XV, Fig. 7—10, Taf. XVI, Fig. 1—2). Die Entwicklung läßt sich aus den zitierten Figuren leicht ersehen und braucht nicht genauer geschildert zu werden.

Der eigentümliche Charakter der Radialschilder der erwachsenen *Asteronyx loveni*, daß sie wie in Stückchen zerfallen erscheinen (Taf. XVI, Fig. 2)[2], rührt daher, daß sich dünne Platten in der Haut über den proximalen Enden der Schilder bilden und mit diesen verwachsen, so daß die Verwachsungslinien sichtbar bleiben. (Die ersten dieser verwachsenden Platten sind also höchst wahrscheinlich die Reste der radialen Scheibenplatten.) Es ist etwa wie Schuppen. die mit den Radialschildern verschmelzen. Wirklich in Stückchen zerteilt sind die Radialschilder keineswegs; sie sind im Gegenteil auf der inneren Seite verdickt, so daß sie wie Rippen die Haut stützen.

---

[1] Ich sage absichtlich »centrale« und »radiäre« Platten statt »Centrale« und »Radialia«. Die Homologien dieser Platten, wie in diesen Namen gegeben, scheinen mir nicht definitiv bewiesen. Näher auf diese Frage kann ich jedoch bei dieser Gelegenheit nicht eingehen.

[2] Lyman (»Challenger« Ophiuroidea, p. 285) sagt so: "The long narrow radial shields are broken in pieces, somewhat as in *Astrophyton*". Bell (Catalogue of British Echinoderms. p. 136): "radial shields in the form of elongated rods, but broken into several pieces". Süssbach u. Breckner (Die Seeigel, Seesterne und Schlangensterne der Nord- und Ostsee. Wiss. Meeresunters. Abt. Kiel. N. F. Bd. XII. 1910. S. 262): »Die Radialia (— unrichtig für Radialschilder —) sind in verschiedene Stücke gegliedert.«

Die Genitalplatten sind in den jüngsten Stadien noch nicht angelegt, kommen aber noch vor dem Stadium mit den korbförmigen Terminalien zum Vorschein. In Taf. XV, Fig. 4 ist dies zwischen und unterhalb der zwei inneren Seitenplatten ersichtlich; mit dem Wachstum des Tieres nehmen sie allmählich an Länge zu, den Radialschildern ganz entsprechend, indem diese Platten am Scheibenrande mit ihren äußeren Enden zusammenstoßen. Während sie also von Anfang an nur bis zur zweiten Seitenplatte reichen, wie aus der zitierten Fig. 4, Taf. XV hervorgeht, reichen sie beim erwachsenen Tier etwa zur siebenten bis achten Seitenplatte. Die Genitalspalten erscheinen zuerst bei Exemplaren von etwa 3 mm. Die Genitalschuppe ist nicht sehr deutlich bei *Asteronyx loveni* (vgl. Taf. XVI, Fig. 12 *g s*); in Taf. XV, Fig. 6 ist eine junge Platte in der Haut beim inneren Ende der Genitalplatte zum Vorschein gekommen; es kann wohl kaum zweifelhaft sein, daß dies die Anlage der Genitalschuppe ist.

Wie gesagt verschwindet die von Anfang so auffallende Plattenrosette des Scheibenrückens vollständig, so daß man bei einem Scheibendurchmesser von etwa 5 mm nichts mehr davon wahrnimmt. Die Haut erscheint jetzt ganz nackt, außer den Radialschildern, wie es auch von den meisten Verfassern angegeben wird. Dies ist doch nur scheinbar so; beim Trocknen oder Aufhellen sieht man, daß die Haut mehr oder weniger zahlreiche, unregelmäßige, zerstreute Kalkkörner oder -plättchen enthält, wie M. Sars (Op. cit. S. 6) und Grieg (Norske Nordhavs-Exped. Ophiuroidea p. 30) richtig angeben. Solche kleine Platten fangen schon ziemlich früh, vor dem Verschwinden der Rosette, an zu erscheinen, wie aus den Fig. 8. und 10, Taf. XV hervorgeht (nach den in Taf. XIV, Fig. 3—4 dargestellten Exemplaren gezeichnet). Sie erscheinen ganz unregelmäßig; nur in einem Exemplare, (ein Zwischenstadium zwischen den in Taf. XIV, Fig. 3 und 4 repräsentierten Stadien) habe ich im Winkel zwischen den großen radialen Platten des Scheibenrückens eine Platte gefunden, welche unzweifelhaft der ersten interradialen Platte bei andern jungen Ophiuren entspricht (Taf. XV, Fig. 9).

Auf eine Besprechung des Mundskelets und der Armwirbel werde ich bei dieser Gelegenheit nicht eingehen. Nur sei bemerkt, daß die Armwirbel sehr früh vollständig verwachsen, selbst der äußere Wirbel im jüngsten Stadium ist vollständig verwachsen. Daß die Wirbel doch natürlich paarig angelegt werden, kann nicht bezweifelt werden und ist auch direkt zu boebachten an den Armspitzen der erwachsenen Exemplare; zwar sind alle die hinter dem Terminale liegenden Wirbel

verwachsen, aber innerhalb des Terminalstückes, zwischen der oben besprochenen dorsalen und ventralen proximalen Verlängerung des Terminale, findet man fünf bis sechs Wirbelanlagen, die noch paarig sind. Die jungen Wirbelhälften (Ambulacralia) sind sehr klein, sternförmig, nicht verlängert, wie es sonst bei den Ophiuren allgemein der Fall ist.

II.

Nachdem somit die eigentümlichen Umbildungen, die *Asteronyx loveni* während des Wachstums durchläuft, geschildert worden, fragt sich, welche Bedeutung diesen Umbildungen beizulegen ist.

In der zitierten Abhandlung »Über die Jugendformen der Ophiuren« hebt Ludwig hervor — und gewiß mit vollem Recht — daß das Studium der Jugendformen »für ein tieferes Eindringen in die Morphologie der Ophiuren und die natürlichen Verwandtschaftsbeziehungen der Gattungen und Arten« von Wichtigkeit sein wird. — Es wird wohl kaum jemand bestreiten, daß wir auch in den so auffälligen Umbildungen von *Asteronyx* Momente von phylogenetischer Bedeutung sehen müssen. Die Verwertung dieser Momente wird aber zur Zeit kaum möglich sein. »The classification of the Ophiuroidea as it stands to-day is little short of absurd« sagt H. Lym. Clark in seiner neulich erschienenen großen Arbeit über die nordpacifischen Ophiuriden[1]. Unter der großen Menge der bisher bekannten Arten und Gattungen von Ophiuriden ist es sehr schwierig, die natürlichen Verwandtschaftsbeziehungen herauszufinden. Es ist kaum noch sichergestellt, welche Formen als primitiv, welche als mehr spezialisiert anzusehen sind. Daß das Studium der Jugendformen hier von größter Bedeutung sein wird, kann nicht bezweifelt werden — wie auch Clark (Op. cit. p. 3) sagt: »One of the principal reasons why the ophiurans are such a difficult group to classify is found in our ignorance of their growth changes«.

Als besonders auffallende Charaktere des jungen *Asteronyx* müssen hervorgehoben werden: die großen Scheibenplatten, die typisch ausgebildeten Ventralplatten, die großen Terminalia und die ungewöhnliche Erweiterung der Seitenmundschilder. Daß die zwei erstgenannten Verhältnisse einen primitiven Charakter repräsentieren, scheint sicher, und es läßt sich wohl kaum bestreiten, daß *Asteronyx* von solchen Formen abstammen muß, bei denen diese Charaktere vorhanden waren —

[1] North Pacific Ophiurans in the collection of the U. S. National Museum. Bull. U. S. Nat. Mus. 75. 1911. p. 2.

es würde wohl nicht zu viel gewagt sein, anzunehmen, daß dies für alle Euryaliden gilt.

Von den Terminalien ist vorläufig nichts zu sagen. Man kennt von den Terminalien der Ophiuriden überhaupt nur sehr wenig. Die auffallenden Veränderungen, die die Terminalien von *Asteronyx* durchlaufen, scheinen jedoch anzudeuten, daß es sich lohnen wird, künftig diesen Teil des Ophiuridenskelets nicht zu vernachlässigen.

Daß die auffallend großen Seitenmundschilder des jungen *Asteronyx* einen sehr primitiven Charakter darstellen, darf wohl kaum angenommen werden. Die Beobachtungen an jungen Ophiuriden, die bisher vorliegen, haben dies nicht als einen allgemeinen jugendlichen Charakter der Ophiuren gezeigt. In einem Falle scheint doch etwas ähnliches vorzuliegen. In pl. XXXV, fig. 1 der »Challenger« Ophiuriden bildet LYMAN einen Teil des Mundskelets von *Euryale aspera* (Lmk.) ab; man sieht dort jederseits der inneren Ventralplatte eine sehr große Platte, die an die großen Seitenmundschilder des jungen *Asteronyx* sehr erinnert und auch als solche von LYMAN bezeichnet wird (in der Tafelerklärung; im Texte findet diese interessante Figur keine genauere Besprechung)[1]. Wenn diese Deutung richtig ist, dürfte man wohl hierin eine Andeutung sehen, daß *Asteronyx* mit der Gattung *Euryale* etwas nähere Beziehungen hat. Bemerkenswert ist es, daß in der Gattung *Gorgonocephalus* die Seitenmundschilder nicht von ungewöhnlicher Größe sind, wie aus den von LYMAN gegebenen Figuren von jungen *Gorgonoc. Agassizii* (Stimps.) (Chall. Ophiuriden pl. XXXVI, besonders Fig. 17) hervorgeht, woraus zu schließen sei, daß *Asteronyx* nicht den Gorgonocephaliden besonders nahe steht[2]. Es ist doch gewiß verfrüht, aus den wenigen bisher vorliegenden Beobachtungen bestimmtere Schlüsse zu ziehen.

Es sei noch bemerkt, daß unter den übrigen Ophiuren keine bekannt

[1] Eine sichere Deutung aller der in dieser Figur gezeigten Skeletteile ist keineswegs leicht zu geben. Das Studium der Jugendstadien von *Euryale* wäre sehr erwünscht. Es wäre besonders interessant zu sehen, ob die Seitenmundschilder sich auch hier über die ersten Seitenarmplatten hinaus verbreitern. Aus der zitierten Figur läßt sich nichts sicheres darüber schließen.

[2] In seiner schönen Arbeit »Über japanische und andre Euryalae« (Beitr. z. Naturgesch. Ostasiens, herausgeg. v. DOFLEIN. Abh. Bayr. Akad. d. Wiss. II. Suppl.-Bd. 1911) stellt DÖDERLEIN *Asteronyx* (und *Astrodia* Verr.) in eine eigne Familie, Asteronychidae, den Familien Gorgonocephalidae und Trichasteridae (unter der die Gattung *Euryale* eine eigene Unterfamilie, Euryalinae, bildet) seitengeordnet. Die hier gegebenen Beobachtungen scheinen gewiß darauf zu deuten, daß diese Classification nicht die Verwandtschaftsbeziehungen von *Asteronyx* richtig darstellt.

sind, bei denen die Seitenmundschilder ähnlich ausgebildet sind. Recht groß sind sie zwar bei der sehr interessanten *Ophiotypa simplex* Koehler, die von Koehler als »incontestablement la forme la plus simple d'Ophiure qui ait été observée jusqu'à maintenant« betrachtet wird[1] — ob mit Recht, kann vielleicht bezweifelt werden. Jedenfalls unterscheiden sich die Seitenmundschilder von *Ophiotypa* wesentlich von denen des jungen *Asteronyx*, indem sie, wie gewöhnlich bei den Ophiuren, nicht über die ersten Seitenarmschilder hinaus reichen. Eine ganz ähnliche Gestalt haben sie auch bei *Ophiomastus tumidus* Koehler, welcher auch in dem bereits zitierten Werke Koehlers (pl. I, fig. 9) abgebildet wird. Der Vergleich der zwei Figuren läßt übrigens vermuten, daß diese beiden Formen sehr nahe verwandt sein müssen, was gewiß nicht dafür spricht, daß *Ophiotypa* so sehr primitiv sei.

Man könnte bei dieser Gelegenheit auch an den sonderbaren *Ophiomusium flabellum* Lym. erinnern, bei dem die Interbrachialräume wie beim jungen *Asteronyx* von zwei großen Platten ganz eingenommen werden. Daß dies indessen nur eine gänz zufällige Analogie ist, geht zur Genüge daraus hervor, daß diese großen Platten bei *Ophiomusium flabellum* die ersten Seitenplatten sind, nicht die Seitenmundschilder.

III.

Wie von den meisten Verfassern, die *Asteronyx loveni* besprechen, bemerkt wird, findet man diese Euryalide fast immer an größeren Pennatuliden. Im Skagerak ist sie nur an *Funiculina quadrangularis* (Pall.) gefunden worden, nicht an dem fast überall sehr häufigen *Kophobelemnon stelliferum* (O. F. Müll.). An der norwegischen Küste kommt sie auch an *Halipteris Christii* (Kor. u. Dan.) und *Pavonaria finmarchica* (M. Sars) vor. Verrill[2] hat sie an andern schlanken Pennatulaceen gefunden (*Distichoptilum gracile* Verr., *Anthoptilum grandiflorum* Verr. und *A. Murrayi* Köll.) (H. Lym. Clark hat keine Angaben über das Vorkommen der zahlreichen von ihm untersuchten nordpacifischen Exemplare gemacht). Während somit *Asteronyx* fast regelmäßig an die größeren Pennatulaceen gebunden erscheint, kann sie doch auch bisweilen an Gorgoniden vorkommen, wie von Süssbach und Breckner (Op. cit. p. 262) erwähnt.

[1] An account of the Deep-Sea Ophiuroidea coll. by the R. Ind. Marine Survey Ship Investigator. 1899. p. 5. pl. I. fig. 3.

[2] Results of the Exploration made by the Steamer Albatross off the Northern Coast of the U. States in 1883. Ann. Rep. Comm. Fish und Fisheries for 1883. Washington 1885. p. 510.

Es liegt nahe, zu vermuten, daß das fast constante Vorkommen von *Asteronyx* an größeren Pennatuliden irgendeine Bedeutung für seine Biologie haben muß; aber in welcher Beziehung? Durch direkte Beobachtung läßt es sich kaum entscheiden, da *Asteronyx* nur in größeren Tiefen lebt und kaum in geringeren Tiefen als 100 m vorkommt[1]. Es können jedoch einige Schlüsse gezogen werden aus den Beobachtungen, die an den konservierten Exemplaren zu machen sind.

Es kann zuerst konstatiert werden, daß der *Asteronyx* nicht von den Polypen der Pennatulide frißt. Die Pennatuliden, auf denen Exemplare von *Asteronyx* (meistens nur ein, bisweilen jedoch zwei auf derselben Pennatulide) vorkommen, sind unbeschädigt, und ich habe im Magen von *Asteronyx* keine Spuren von Pennatulidenpolypen gefunden. Als Mageninhalt von *Asteronyx* habe ich hauptsächlich Copepoden gefunden; einmal wurde auch ein Exemplar einer Annelide gefunden, das Herr Inspektor Levinsen freundlichst für mich untersuchte; er kam zu dem Resultat, daß es ein *Cirratulus* war. (Der Mageninhalt war bei allen untersuchten Exemplaren sehr gering.)

Asteronyx loveni scheint somit erwachsen wesentlich von freilebenden, mehr oder weniger pelagischen Tieren zu leben, obwohl seine Arme gewiß nicht als Fangapparate solcher Tiere sehr geeignet erscheinen. Es könnte demnach den Anschein haben, daß es in Verbindung mit dem Fange der Nahrung steht, wenn *Asteronyx* möglichst hoch über dem Boden seinen Platz einnimmt, an den hohen Funiculinen usw., aber nicht an den viel niedrigeren *Kophobelemnon*. (Daß *Kophobelemnon* etwa den *Asteronyx* nicht tragen könne, ist nicht wahrscheinlich; es ist eben eine ziemlich robuste Pennatulide.) Vielleicht kommt die geeignete Nahrung in dieser Höhe am reichlichsten vor. Der *Asteronyx* wird sich also in dieser Höhe festsetzen, zwei bis drei Arme um die Pennatulide rollend, während die andern Arme frei umher wedeln um Beute zu fangen. Es mag bemerkt werden, daß der *Asteronyx* nicht etwa die stärkeren oder die schwächeren Arme speziell benutzt, um sich damit festzuhalten. Es ist offenbar ganz zufällig, welche Arme um die Pennatulide gerollt werden. Die verschiedene Entwicklung der Arme steht dann offenbar nicht in causaler Verbindung mit der Gewohnheit des Tieres, sich an die Pennatuliden zu klammern.

---

[1] John A. Stewart (Description of *Asteronyx loveni*, Müll. and Trosch, a new British Starfish. Proc. Zool. Soc. London 1861. p. 96) gibt an, ein Exemplar aus 9 Faden Tiefe in Loch Torridon bekommen zu haben. Die Art ist später nie in so geringer Tiefe gefunden, und ich möchte vermuten, daß die Angabe nicht ganz zuverlässig ist. (Als Kuriosum kann erwähnt werden, daß Stewart die Lokalität des Originalexemplars als »Bohuslän, near Hammerfest, Norway« anführt.)

Während man nur eine unsichere Vermutung darüber haben kann, weshalb das Tier den eigentümlichen Platz auf der *Funiculina* aufsucht, so ist es sicher, daß Copepoden und freilebende Würmer die Nahrung des *Asteronyx* ausmachen, und daß die besiedelte Pennatulide nicht vom *Asteronyx* beschädigt wird. Daß anderseits auch nicht *Asteronyx* von den Nesselfäden der Pennatulide beschädigt wird, wird man gewiß auch annehmen dürfen. Ob ein gegenseitiges Nutzverhältnis besteht, daß etwa der *Asteronyx* solche Tiere frißt, die auf der Pennatulide umherkriechen, läßt sich nicht aus den vorliegenden Beobachtungen schließen; jedenfalls würde die brennende Pennatulide nicht eben ein gastfreier Wirt scheinen für kleinere Tiere, die an ihr herumkriechen wollten.

Verrill (loc. cit.) bemerkt, daß die Farbe des *Asteronyx* und andrer verwandter Ophiuriden (*Hemieuryale* [*Astrodia*] *tenuispina* Verr., *Astrochele Lymani* Verr.) mit der der Pennatuliden usw., an denen sie sitzen, übereinstimmt. Er sieht darin »a protective adaptation«, und wohl mit Recht, denn es kann wohl kaum bezweifelt werden, daß die Pennatulide mit ihren Nesselzellen auch dem *Asteronyx* einen Schutz gegen Feinde leisten wird.

Während die erwachsenen *Asteronyx* von Copepoden und andern freischwimmenden Tieren leben, konnte von vornherein angenommen werden, daß die Jugendformen, die ja noch frei am Boden kriechen, nicht imstande sein werden, sich solche Nahrung zu verschaffen. Es hat sich denn auch ergeben, daß bei den Jungen nur Bodenmaterial (Detritus) den Mageninhalt bildet. Die Änderung der Nahrung muß natürlich gleichzeitig mit dem Aufkriechen des jungen *Asteronyx* auf der Pennatulide eintreten. Bei welcher Größe dies geschieht, kann ich leider nicht genau angeben; wahrscheinlich erfolgt es, wenn sie eine Größe von etwa 5 mm Scheibendiameter erreicht haben. Das jüngste Exemplar, das ich an einer *Funiculina* gefunden, hatte eine Größe von 6,5 mm Scheibendiameter.

IV.

Wie in der Einleitung gesagt, war es ursprünglich mein Plan, auch die Anatomie des *Asteronyx* näher zu studieren. Dies wurde nun leider wegen Mangel an frischem, geeignet konserviertem Material unmöglich. Ich habe zwar einige der vorliegenden Exemplare geöffnet, ziehe es aber vor, nichts von den fragmentarischen Beobachtungen mitzuteilen. Nur auf einen Punkt möchte ich bei dieser Gelegenheit eingehen.

Da die jüngsten beobachteten Stadien schon ziemlich weit in der Entwicklung und über die embryonale Periode hinaus gekommen sind, entsteht die Frage: wie verläuft die Embryonalentwicklung des *Asteronyx*? Gibt es ein typisches Larvenstadium, oder gibt es vielleicht Brutpflege, so daß die Jungen schon Ophiurengestalt haben, wenn sie frei werden? Auf diese Fragen kann nach den anatomischen Befunden etwas geantwortet werden.

Die Eier sind ziemlich groß, etwa 0,6—0,8 mm, und ziemlich dotterreich. In den Ovarien findet man gleichzeitig nur zwei verschiedene Größen von Eiern; während der obere, größere Teil des Ovariums von großen, reifen oder beinahe reifen Eiern erfüllt ist, liegt im unteren Ende ein Haufen ganz kleiner Eier. Die Ovarien eines Tieres zeigen alle eine entsprechende Ausbildung der Eier. Daraus geht hervor, daß die Eier nicht allmählich reif werden, sondern annähernd auf einmal, und somit ungefähr gleichzeitig ausgeleert werden müssen. (Ob die ganz jungen Eier in derselben Geschlechtsperiode oder vielleicht erst im nächsten Jahre reif werden, läßt sich natürlich nicht sagen.) Da die Zahl der Ovarien recht groß ist, werden die Eier sehr zahlreich sein müssen. Daraus darf man wohl schließen, daß keine Brutpflege stattfindet. Jedenfalls werden die Eier sich gewiß nicht innerhalb der Bursae entwickeln — dafür wäre gewiß nicht Platz genug. Anderseits deutet die Größe der Eier entschieden darauf hin, daß die Jungen nicht ein pelagisches Stadium durchlaufen, also daß ein typischer *Ophiopluteus* bei *Asteronyx* nicht vorkommt. Man wird demnach wohl annehmen müssen, daß die Eier am Boden liegend eine direkte Entwicklung durchlaufen. Es wäre sehr wünschenswert, direkte Beobachtungen über die ersten Entwicklungsstadien der *Asteronyx* sowohl wie der andern Euryaliden anzustellen.

Beim Öffnen einiger Exemplare von *Asteronyx* wurde eine andre interessante Beobachtung gemacht. Es zeigte sich, daß in den Geschlechtsorganen eine sehr eigentümliche schmarotzende Copepode lebt. Auf dem ziemlich großen, 3 mm langen Weibchen wurde das viel kleinere, nur 1,5 mm lange und viel weniger umgebildete Männchen gefunden. Die Geschlechtsorgane werden vom Schmarotzer gänzlich zerstört, aber nur diejenigen, die bewohnt sind. In einem Exemplare habe ich zwar sämtliche Geschlechtsorgane von Schmarotzern erfüllt gefunden, in einem andern Exemplar waren aber nur wenige der Ovarien von Schmarotzern bewohnt, die andern waren normal ausgebildet. Vollständige Kastration wird somit jedenfalls nicht immer vom Schmarotzer veranlaßt.

Nur ein ähnlicher Fall von Parasitismus wurde bisher unter den Ophiuren gefunden, und zwar bei der allbekannten *Amphiura squamata*. Zuerst von FEWKES[1] beobachtet, wurde der Schmarotzer später von HÉROUARD[2] genauer beschrieben und *Philichthys amphiurae* genannt. Der Schmarotzer von *Asteronyx* ist von der *Philichthys amphiurae* sehr verschieden und wird kaum zu derselben Gattung hingeführt werden können. Auf eine Beschreibung davon werde ich doch nicht eingehen können; sie wird gelegentlich von einem hiesigen Kollegen gegeben werden.

V.

Es wird von *Asteronyx loveni* öfters angegeben, daß ihre Verbreitung circumpolar ist wie von BELL, GRIEG, SÜSSBACH und BRECKNER. Dies ist ganz unrichtig. Um als circumpolar betrachtet zu werden, müßte die Art doch auch im nördlichen Eismeere und bei Grönland bekannt sein. Dies ist aber keineswegs der Fall. An den europäischen Küsten ist sie von Finmarken bis Portugal bekannt, aber nicht von Spitzbergen oder vom sibirischen Eismeere und auch nicht vom atlantischen Nordmeere. An den amerikanischen Küsten ist sie bis zum westindischen Meere verbreitet, geht aber nicht bis Grönland hinauf. Im Pacifischen Ozean kommt sie vom Beringsmeere bis Timor vor und geht selbst in den Indischen Ozean hinein, wenigstens bis zu den Laccadiven und vielleicht noch weiter westlich[3]. Dagegen ist die Art

[1] J. W. FEWKES, On a new Parasite of Amphiura. Proc. Boston Soc. Nat. Hist. XXIV. 1888. p. 31.

[2] E. HÉROUARD: Sur un nouveau copépode parasite d'*Amphiura squammata*. (Comptes Rendus 1906.)

[3] In seinem »Report on the Echinoderma (other than Holothurians) collected by Mr. J. STANLEY GARDINER in the Western Parts of the Indian Ocean (Percy Sladen Trust Expedition. Trans. Linn. Soc. London. 2 Ser. Zoology XIII. 1909. p. 22) hat Professor F. JEFFR. BELL eine neue Art *Asteronyx*, *A. cooperi* aufgestellt, von der nur folgende Charaktere angezeigt werden: »In general appearance very much like *A. loveni*, but the radial shields are entire, not broken, and, in the adult, the outer arm-spine is very much longer and is not hookshaped''. — Wie oben gezeigt, sind die Radialschilder bei *A. loveni* gar nicht gebrochen, und daß der innere Armstachel viel länger als die andern sind, gilt auch für *A. loveni*, sowie den andern *Asteronyx*-Arten, wie schon längst bekannt. Die angegebenen Charaktere unterscheiden also nicht *A. cooperi* von *A. loveni*. Daß der äußere anstatt der innere Armstachel als verlängert angegeben wird, muß wohl ein Lapsus calami sein. Es erscheint somit sehr wohl möglich, daß *A. cooperi* nur ein Synonym von *A. loveni* ist, so daß die Lokalität Saya de Malha Bank für diese Art zu gelten hat. Wenn es wirklich richtig ist, daß der äußere

nicht im südlichen atlantischen oder im südlichen pacifischen Ozean bekannt.

Wie ist nun diese auffallende Verbreitung zu erklären? Daß die Art sich als in der warmen Region kosmopolitisch verbreitet erweisen wird, ist nach den bisherigen Untersuchungen wenig wahrscheinlich. Selbst wenn man *Asteronyx locardi* Koehler als ein Synonym von *A. loveni* betrachtet[1], wird die Verbreitung weiter südlich im Atlantischen Ozean nicht erheblich erweitert. — Daß die Art sich durch das Eismeer vom Atlantischen bis zum Pacifischen Ozean verbreitet hat, ist unter den jetzigen Temperaturverhältnissen undenkbar. Zwar meint SARS (Op. cit. p. 7), daß sie im arktischen Gebiete ihre eigentliche Heimat hat; die Art war aber damals nur von den skandinavischen Küsten bekannt, so daß es erklärlich ist, wie SARS zu dieser Auffassung gelangen konnte. Es ist seither zur Genüge klar geworden, daß die Art in der warmen Region einheimisch und ihr Vorkommen an der norwegischen Küste von der Einwirkung des Golfstromes bedingt ist.

Armstachel verlängert ist, liegt die Sache natürlich anders; in dem Falle wird *A. cooperi* gewiß eine sehr wohl oder vielmehr ganz auffallend charakterisierte Art sein. Jedenfalls ist die Beschreibung ganz ungenügend.

[1] Als einziger wesentlicher Charakter, wodurch *Asteronyx locardi* sich von *A. loveni* unterscheidet, hebt KOEHLER (Échinodermes du »Caudan«. p. 88) hervor, daß der untere Armstachel nicht verlängert ist. Da das Original-Stück einen Scheibendiameter von 23 mm hat, ist es ein ziemlich jugendliches Exemplar, und wie ich oben gezeigt habe, kann man Exemplare von *A. loveni* von ähnlicher Größe finden, bei denen die langen Stacheln noch nicht zum Vorschein gekommen sind. Auf meine Bitte hat Prof. KOEHLER mir das Originalexemplar freundlichst zugeschickt, so daß ich es mit meinen *A. loveni* habe direkt vergleichen können. Es zeigt sich nun, daß ein Arm ganz dicht an der Scheibe abgebrochen ist, ein zweiter beim 17. Gliede; der dritte ist vom zwölften Gliede an regeneriert, der vierte ist im 46. Gliede gebrochen, der fünfte ist ganz. Nur an den zwei letzten Armen könnte man somit überhaupt erwarten, die verlängerten Stacheln zu finden; da sind sie nun gewiß nicht vorhanden, aber niemand kann sagen, ob sie an den drei andern Armen vorhanden gewesen oder nicht. (Die abgebrochenen Arme scheinen etwa von derselben Größe gewesen zu sein, wie die zwei langen Arme). Da andre wesentliche Differenzen von *A. loveni* nicht aufzufinden sind, wird man es als höchst wahrscheinlich ansehen müssen, daß es nur *A. loveni* ist. In seinem Bericht über die Ophiuren von »Travailleur« und »Talisman« (VIII, 1907, p. 303) führt KOEHLER drei weitere Exemplare von *Asteronyx locardi* an, «bien conformes au type dragué par le »Caudan«, ohne die Größen anzugeben. Eins dieser Exemplare wurde mir auf meine Bitte vom Pariser Museum zugeschickt; es hatte 18 mm Scheibendurchmesser. Das Fehlen der langen Stacheln bei diesem Exemplar wird also auch nicht als sicherer Charakter behauptet werden können; es stimmte übrigens ganz mit *A. loveni*. Von den zwei andern Exemplaren konnte nichts erläutert werden.

Die einzige natürliche Erklärung ihrer jetzigen diskontinuierlichen Verbreitung wird die sein, daß sie sich in einer früheren, wärmeren Periode nördlich um Amerika oder Asien vom einen zum andern Ozean verbreitete, und dann später mit der Erniedrigung der Temperatur von den nördlichen Meeren verschwand[1]. Dies ist unter den Echinodermen durchaus nicht ein einzig dastehender Fall. Auf dieselbe Weise muß man gewiß die jetzige diskontinuierliche Verbreitung von *Echinarachnius parma* erklären, und dasselbe gilt höchst wahrscheinlich für *Molpadia oolitica* (Marenz.), wie ich in meinem »Report on the Echinoderms collected by the Danmark Expedition at North-East Greenland«[2] dargestellt habe.

Diese Wanderung kann natürlich in der präglacialen Zeit stattgefunden haben; es ist aber auch wohl möglich, daß es in postglacialer Zeit geschehen ist. Ad. S. Jensen hat gezeigt[3], daß in Grönland eine postglaciale wärmere Periode existiert hat, da solche Formen wie *Zirphaea crispata* dort lebten, welche in der Jetztzeit nicht so weit nördlich vorkommen. In dieser Periode kann die Wanderung von *Asteronyx loveni* sowohl wie *Echinarachnius parma* und *Molpadia oolitica* stattgefunden haben. Beweise dafür, ob es in dieser oder in einer präglacialen Periode stattfand, liegen aber bis jetzt nicht vor. Etwaige Funde von den betreffenden Arten in Ablagerungen aus der einen oder andern Zeitperiode in jenen nördlichen Gegenden, wo sie in der Jetztzeit nicht leben, würden die Frage entscheiden können.

Eine andre Frage ist die, ob die Wanderung vom Pacifischen zum Atlantischen Ozean ging, oder umgekehrt. Bestimmt kann man natürlich nicht darauf antworten, aber die Wahrscheinlichkeit ist dafür, daß die Art vom Pacifischen Ozean zum Atlantischen wanderte. Dafür spricht, daß die Gattung *Asteronyx* im Indo-Pacifischen Ozean weit reicher vertreten ist als im Atlantischen. Nicht weniger als vier

[1] Eine andre Möglichkeit würde es zwar sein, daß sie bei einer früheren offenen Verbindung zwischen dem Pacifischen und Caraibischen Meere diese Wanderung machte. Es sprechen aber so viele Umstände gegen eine solche Vermutung, daß sie nicht ernstlich diskutiert zu werden braucht. Daß die Art nicht in der Panamanischen Region des Pacifischen Ozean vorzukommen scheint, wird allein genügen, um die Unwahrscheinlichkeit einer solchen Vermutung klarzulegen.

[2] Medd. om Grönland. Bd. XLV. 1910. p. 299.

[3] Ad. S. Jensen, On the Mollusca of East Greenland. I. Lamellibranchiata. With an Introduction on Greenlands Mollusc-Fauna from the quaternary time. Medd. om Grönland. XXIX. 1905. — Ad. S. Jensen and Poul Harder: Postglacial changes of climate in arctic regions as revealed by investigations on marine deposits. (Postglaziale Klimaveränderungen. Stockholm 1910.)

sichere Arten der Gattung sind aus dem Pacifischen Ozean bekannt, nämlich, außer *A. loveni*, *A. dispar* Ltk. und Mrtsn., *A. excavata* Ltk. und Mrtsn. und *A. plana* Ltk. und Mrtsn.[1]. Dazu kommt vielleicht als eine fünfte Art *A. cooperi* Bell. Vom Atlantischen Ozean ist nur eine sichere Art bekannt, nämlich *A. loveni*, indem *A. locardi* Koehler, wie oben dargestellt, wenigstens bis jetzt nicht als sichere Art anerkannt werden kann. Es wird demnach wahrscheinlich die Heimat der Gattung *Asteronyx* im Indo-Pacifischen Ozean zu suchen sein.

Während, wie gesagt, *Asteronyx locardi* kaum als eigene Art angesehen werden kann, ist es doch möglich, daß noch eine andre Art außer *A. loveni* im Atlantischen Ozean vorkommt. Unter dem mir vorliegenden Material von *Asteronyx* aus Skagerak befindet sich ein großes Exemplar, das sich in verschiedener Weise vom typischen *Asteronyx loveni* unterscheidet. Es ist in Taf. XVIII abgebildet. Daß die Radialschilder stärker als gewöhnlich hervortreten, rührt gewiß nur von der Konservierung her, da, wie es scheint, das Exemplar teilweise getrocknet gewesen ist. Aber die Zahl der Armstacheln ist nur sechs, während bei den erwachsenen *A. loveni* acht oder neun die gewöhnliche Zahl ist. Daß die Verlängerung des inneren Stachels schon auf dem neunten bis zwölften Gliede anfängt, während sonst die langen Stacheln im allgemeinen erst vom etwa 30.—40. Gliede an auftreten, ist auch bemerkenswert, obgleich ähnliches bei *A. loveni* vorkommen kann (vgl. oben S. 274). Es würde gewiß verfrüht sein, eine neue Art auf diesem einzigen Exemplar zu gründen. Es kann aber nicht einfach zu *Asteronyx loveni* hingeführt werden. Nur weiteres Material kann die Aufklärung geben, ob wir hier eine eigene Art oder nur eine Varietät von *A. loveni* haben, oder vielleicht nur eine Abnormität.

In einem Punkte ist das Exemplar wenigstens abnorm. Wie aus den Figuren auf Taf. XVIII hervorgeht, ist der eine Arm am Grunde abgebrochen. Ein kleines Stück ist an der Haut hängen geblieben und wieder fest gewachsen, aber so, daß es sich zu einem kleinen Ring geschlossen hat. Aus der Bruchfläche sind nun ferner nicht weniger als sechs kleine Arme hervorgewachsen, und zwar fünf in einem Kreise an der oberen Seite, einer an der unteren Seite der Bruchfläche. — Wie das Exemplar nun auch zu betrachten ist, ob als Abnormität oder als neue Art oder Varietät, diese merkwürdige Regeneration bietet jedenfalls mehr als gewöhnliches Interesse.

Kopenhagen, im Februar 1912.

[1] Lütken u. Mortensen, »Albatross« Ophiuridae. p. 185—186.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XIV.

Fig. 1. Jugendstadium von *Asteronyx loveni*, von 1,9 mm Scheibendurchmesser; von der Dorsalseite. 27/1.

Fig. 2. Dasselbe Exemplar von der Ventralseite. 27/1.

Fig. 3. Ein etwas älteres Stadium, 2,1 mm Scheibendurchmesser; von der Ventralseite. 17/1.

Fig. 4. Weiteres Stadium, 2,1 mm Scheibendurchmesser; von der Ventralseite. 15/1.

Fig. 1 u. 2 nach einem getrockneten, Fig. 3 u. 4 nach in Kanadabalsam aufgehellten Exemplaren gezeichnet; die Saugfüßchen sind weggelassen.

Tafel XV.

Fig. 1—5. Ein Radius (Arm) und die zwei angrenzenden Interradien von einer Serie Jugendstadien von *Asteronyx loveni*. Fig. 1 entspricht dem Stadium Fig. 1 u. 2 auf Taf. XIV, Fig. 2 entspricht der Fig. 3 auf Taf. XIV und Fig. 5 der Fig. 4 auf Taf. XIV. Die Figuren zeigen die Umbildung und Reduktion der Seitenmundschilder und die Vergrößerung der Scheibe; ferner die Entwicklung der Ventralplatten und beginnende Reduktion der Seitenarmplatten. Unter dem oralen Ende der inneren Ventralplatte sieht man in Fig. 2—5 die erste Ventralplatte, die im Mundwinkel versteckt bleibt. *g*, Genitalplatte. 40/1.

Fig. 6. Innerer Teil eines Arms und die zwei entsprechenden Mundecken eines Exemplars von 3,5 mm Scheibendurchmesser. Auf der linken Seite ist das Mundschild gebildet, auf der rechten Seite eben angelegt. Sekundäre Ventralplatten sind angelegt. *g*, Genitalplatte; *g.s*, Genitalschuppe; *m.f*, Magenfalten; *s.v*, sekundäre Ventralplatte. 35/1.

Fig. 7—10. Innerer Teil eines Arms und angrenzende Partie der Scheibe von einer Serie Jugendstadien; Fig. 7—9 entsprechen den Fig. 1—3, Fig. 10 der Fig. 5. Die Figuren zeigen die Reduktion der Seitenarmplatten und die Ausbildung der Radialschilder; in Fig. 10 ist die Resorption der Scheibenplatten angefangen. *c*, centrale Scheibenplatte; *d*, sekundäre Platten in der Rückenhaut der Arme; *i.r*, interradiale Scheibenplatten; *m.r*, Rand des Magens; *r*, radiale Scheibenplatten; *r.s*, Radialschild; *s*, Seitenarmplatten; *sch*, Scheibenhaut; *w*, Armwirbel. 40/1.

Die Figuren sind nach in Kanadabalsam aufgehellten Exemplaren gezeichnet. Die Saugfüßchen sind weggelassen, um die Konturen der Seiten- und Ventralplatten klar hervortreten zu lassen.

Tafel XVI.

Fig. 1 u. 2. Der Scheibenrücken von zwei jungen Exemplaren von *Asteronyx loveni*, von 2,8 und 4 mm Scheibendurchmesser. Die Figuren, die nach getrockneten Exemplaren gezeichnet sind, zeigen die fortschreitende Reduktion der Scheibenplatten und die gleichzeitige weitere Ausbildung der Radialschilder. 18/1 (Fig. 1) und 13/1 (Fig. 2). *s*, Seitenarmplatten.

Fig. 3. Drei Seitenarmplatten vom mittleren Teil eines Armes eines erwachsenen Exemplars; die Figur zeigt den großen, von dicker Haut umgebenen

inneren Armstachel, während die nach oben folgenden, kurzen, hakenförmigen Stacheln zum Teil unter der Seitenplatte versteckt liegen. Zwischen den großen Stacheln ragt das Saugfüßchen (*s.f*) hervor; am oberen Füßchen ist auch dessen eigentümliche, von M. Sars zuerst gesehene Scheide (*sch*) deutlich. 20/1.

Fig. 4. Eine Seitenarmplatte, von der Innenseite und mehr von der Fläche gesehen, so daß sämtliche Stacheln zum Vorschein kommen. Der große Stachel erscheint hier am Ende ganz von Dornen besetzt in Gegensatz zu Fig. 3, dementsprechend, daß diese Dornen nur an der Innenseite des Stachels vorkommen. 20/1.

Fig. 5. Zwei Seitenarmplatten vom mittleren Teil eines der kürzeren Arme von einem erwachsenen Exemplar, bei denen der innere Stachel nicht verlängert ist. 20/1.

Fig. 6. Armspitze eines jungen Exemplars in dem in Taf. XIV, Fig. 4 dargestellten Stadium, das große, korbförmige Terminale zeigend. *sf*, Saugfüßchen; *v*, Ventralplatte. 60/1.

Fig. 7. Armspitze eines erwachsenen Exemplars, die verlängerte Terminalplatte (*t*) zeigend. Ventralplatten kommen erst weiter unten zum Vorschein. (vgl. Fig. 8). *s.f*, Saugfüßchen; *st.a*, Stachelanlage. 60/1.

Fig. 8. Stück desselben Armes wie Fig. 7, aber weiter oralwärts. Zeigt die Anlagen der jungen Ventralplatten (*v*), die hier nicht mehr in primäre und sekundäre sich unterscheiden lassen. *s.f*, Saugfüßchen. 45/1.

Fig. 9. Stück desselben Armes, noch weiter oralwärts; zeigt den Charakter und die Anordnung der Ventralplatten (*v*); *sf.*, Saugfüßchen. 45/1.

Fig. 10. Stück eines Armes von einem jungen Exemplar, 3,5 mm im Scheibendurchmesser; Seitenansicht. Zeigt die in der Rückenhaut des Armes liegenden sekundären Dorsalplatten (*d*); *s*, Seitenplatten; *s.f*, Saugfüßchen; *st*, Stachel; *w*, Armwirbel. 45/1.

Fig. 11. Stück eines Armes eines erwachsenen Exemplars, getrocknet, von der Dorsalseite gesehen. An den hervorstehenden Seitenarmplatten (*s*) sind die Stacheln weggelassen. Die Wirbel erscheinen durch die Haut. 45/1.

Fig. 12. Innerer Teil eines Armes und die angrenzenden Mundecken eines erwachsenen, getrockneten Exemplars; die Haut, die die Ventralplatten bedeckt, zum Teil durch Eau de Javelle aufgelöst. Zeigt die Vermehrung der Ventralplatten. *g*, Genitalplatte; *g.o*, Genitalöffnung (Bursalöffnung); *g.s*, Genitalschuppe, *k*, zerstreute Kalkkörper in der Haut; *m.p*, Madreporenplatte. 6/1.

Tafel XVII.

Fig. 1 u. 2. Junge Exemplare von *Asteronyx loveni*, 1. von der Dorsalseite; 2. von der Ventralseite. 1/1.

Fig. 3 u. 4. Erwachsene Exemplare von *Asteronyx loveni*, auf *Funiculina*. Fig. 3 von der Ventralseite, Fig. 4 von der Dorsalseite. 1/1.

Tafel XVIII.

Fig. 1 u. 2. Großes Exemplar von *Asteronyx loveni* (? Var.); der eine Arm ist in abnormer Weise reproduziert. Fig. 1 von der Ventralseite, Fig. 2 von der Dorsalseite. 1/1.

Beobachtungen an Labidoplax buskii (M'Intosh).

Von

Dr. Siegfried Becher

Privatdozent u. Assistent am zoolog. Institut in Giessen.

(Aus der zoolog. Station Kristineberg in Schweden und dem zoolog. Institut in Giessen.)

Mit 5 Figuren im Text und Tafel XIX.

Die im folgenden mitgeteilten Tatsachen sind großenteils morphologischer Natur, andre haben mehr physiologisches Interesse, endlich geht auch die Systematik bei unsern Mitteilungen nicht ganz leer aus. Die Gelegenheit zur Untersuchung der im Titel genannten Art bot sich mir während eines kurzen Aufenthaltes in der schwedischen zoologischen Station in Kristineberg. Für Aufnahme und Gewährung von Arbeitsgelegenheit bin ich der Verwaltung der Station zu großem Dank verpflichtet. *Labidoplax buskii* ist hier an der Westküste Schwedens die häufigste Synaptide; so konnte mir frisches Material in Fülle zur Verfügung gestellt werden. Herr Dr. Östergren, der Vorsteher der schwedischen Zoologischen Station, ist gleichzeitig derjenige Zoologe, der die genaueste, jetzt grundlegende Beschreibung von *Labidoplax buskii* geliefert hat (1905). Daß mir die größte Erfahrung über nordische Synaptiden durch diesen Forscher zugute kam, möchte ich auch an dieser Stelle dankbar betonen.

Meine Resultate sind zum großen Teil durch Beobachtungen am lebenden Objekt gewonnen und später durch Untersuchung des konservierten (verschieden fixierten) Materials bestätigt worden. Einiges Neue ist bei dieser Nachprüfung hinzugekommen.

Ein paar der im folgenden mitgeteilten Beobachtungen würden eine gewisse Bedeutung für das Verständnis der Holothurienorganisation besitzen, wenn sie für eine größere Zahl von Formen Geltung hätten. Im zoologischen Institut in Gießen ist eine Arbeit in Angriff genommen, bei der neben anderem auch die Ausdehnung unsrer Ergebnisse erstrebt werden soll.

Als Grundlage bei meiner Schilderung kann Östergrens bereits erwähnte Darstellung dienen. Sie enthebt mich auch der Pflicht, die nachfolgenden Beobachtungen zu einem monographischen Gesamtbilde zusammenzufassen. So können meine verschiedenen Mitteilungen über die einzelnen Punkte einfach nebeneinander gestellt werden.

I. Über das Vorhandensein großer, verschließbarer Abdominalporen und über ihre Bedeutung für das Verständnis der Excretion und des Lebendiggebärens einiger Formen.

Bekanntlich trifft man in der Leibeshöhle der Holothurien eine große Zahl von Wanderzellen an. Bei den Paractinopoden findet man oft dicke Massen von Wanderzellen in den Wimperurnen. Auch sonst — z. B. in der Körperwand (Tafelfig. 9), im Mundfeld (Tafelfig. 6) usw. — ballen sich die Wanderzellen zuweilen zu dicken Massen zusammen und können als mehr oder weniger braun gefärbte Klumpen schon dem bloßen Auge sichtbar werden. Ich habe es (1907, S. 575—576) wahrscheinlich zu machen gesucht, daß es sich in diesen aus einzelnen Zellen bestehenden Massen um Ansammlungen von Excretionswanderzellen handelt, und daß die ganzen Klumpen sozusagen ein Depot von Excretstoffen darstellen (l. c. tab. 32, fig. 9). Man muß indessen in der Deutung der in der Leibeshöhle liegenden Klumpen sehr vorsichtig sein; denn bei *Labidoplax buskii* habe ich mich überzeugt, daß es sich oft um Pseudonavicellencysten von Gregarinen handelt, die in dem Tier schmarotzen. Die dünne glatte Hülle dieser Cysten ist auch mit Zellen besetzt, so daß eine Verwechslung sehr leicht möglich ist. Cuénot hatte schon 1902 (S. 89) gefunden, daß in den »braunen Körpern des Cöloms Gregarinencysten mit eingeschlossen sein können (vgl. Ludwig 1889—1892, S. 428—429). Mögen nun auch unter diesen Klumpen, wie ich sie bei *Rhabdomolgus ruber* sowie bei *Leptosynapta minuta* (vgl. 1906, S. 507, Textfig. 2) sah, einige nichts als parasitäre Gebilde gewesen sein, so bleibt doch bestehen, daß sich in der Leibeshöhle Ansammlungen von Wanderzellen finden, die stark mit Körnern beladen und wahrscheinlich als Excretstoffträger zu deuten sind.

Bei den pedaten Holothurien scheinen nach den Angaben mehrerer Autoren (Schultz 1895, S. 394—397, Hérouard 1895, Barthels 1895) die Kiemenbäume oder auch die Geschlechtsorgane (vgl. Russo 1901) eine excretorische Nebenfunktion zu besitzen, indem Exkretionswanderzellen durch diese Organe nach außen gelangen. Bei den Synaptiden sollen nach Schultz (1895, S. 391—394) Wanderzellen der Leibeshöhle Fremdstoffe (Tusche) aufnehmen, in die Wimperurnen gelangen und

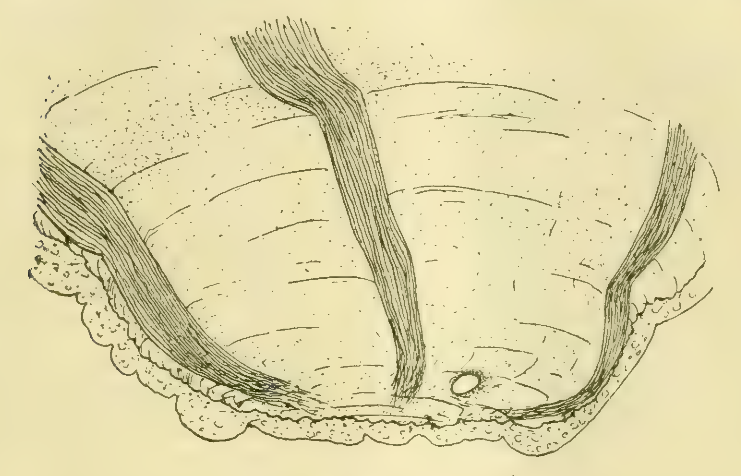
durch deren Basis in die Cutis der Körperwand eintreten, um dort das Material abzulagern (vgl. die etwas abweichende Auffassung von Cuénot 1902). Bei den oben genannten Synaptiden (*Rhabdomolgus ruber*, *Leptosynapta bergensis* und *Labidoplax buskii*) fehlen aber die Wimperurnen (ebenso wie natürlich auch die Wasserlungen), so daß mir hier die Excretion besonders dunkel erscheinen mußte.

Die Überlegung, daß jene Excretionswanderzellen irgendwo heraus müßten und daß doch gar keine Anhaltspunkte für ein aktives Durchwandern der Haut vorlagen, veranlaßten mich, die Körperwand genau abzusuchen.

Ich fand bald eine mich sehr überraschende Tatsache. Unwillkürlich wählt man zur Untersuchung Tiere, deren Leibeshöhle viel Flüssigkeit enthält und deren Körperwand daher prall, durchsichtig und möglichst glatt ist. Unter dem Deckglas verliert sich aber dies »schöne« Aussehen der Tiere nach einiger Zeit, sie kollabieren, der Körperdurchmesser verkleinert sich, und die Haut wird dicker, rauh und undurchsichtig. Dieses Schrumpfen der noch völlig lebensfähigen Tiere fand auch dann statt, wenn Stützen unter dem Deckglas eine zu starke Steigerung des Druckes verhinderten. Trotzdem suchte ich in irgendwelchen Rissen, in einem Platzen der Wand, die Ursache jener Erscheinung. Die Sache erwies sich aber anders als es das Dogma eines völligen Abschlusses der Leibeshöhle erwarten ließ.

Ich sah, daß bei völlig prall gefüllten Tieren unter dem Deckglas ganz am Hinterende sich eine Öffnung auftat und Leibeshöhlenflüssigkeit samt einem Strom von Wanderzellen durchtreten ließ. Die Öffnung war kreisförmig bis oval, die Kontur derselben vollkommen glatt. Ich neigte, wie erwähnt, sehr dazu, an einen Riß zu denken; das Aussehen der Öffnung machte aber einen ganz andern Eindruck, und so wurde ich in meiner anfänglichen Meinung unsicher. Die einmal gemachte Beobachtung bestätigte sich dann bald an allen später untersuchten Exemplaren, sofern es sich um wirklich unversehrte Tiere handelte. Nicht wenige Exemplare zerschnüren nämlich, veranlaßt durch die Störungen des Fanges oder des Lebens im Aquarium, ihren Körper, und so kann man nicht erwarten, die Löcher — wenn es sich um normale, topographisch fest orientierte Bildungen handelt — an einem Tier zu finden, das seinen hinteren Körperteil abgeworfen hat. Man lernt jedoch bald die unversehrten Tiere von den durchschnürten zu unterscheiden, und die nicht autotomierten ließen alle eine Öffnung am Hinterende erkennen. Bei mehreren Exemplaren sah ich zwei Öffnungen in benachbarten Interradien, doch war es mir unmöglich

festzustellen, ob jedes Tier mehrere solcher Löcher besitzt oder ob dieselben in allen oder in bestimmten Interradien vorkommen. Ich fand die Öffnungen immer ganz am Hinterende unmittelbar neben der Stelle, wo die Hautepidermis in das Enddarmepithel übergeht (vgl. Textfig. *A* und *B*). Das Aussehen der Löcher war überall dasselbe, immer dieselben glatten, runden Gewebsränder und nie der Eindruck des Risses oder sonstiger gewaltsamer Durchbrechung. Diese Beobachtungen überzeugten mich bereits davon, daß es sich in den Öffnungen um wirkliche Organe, um richtige normal vorhandene Abdominalporen handelte. Ein Riß würde



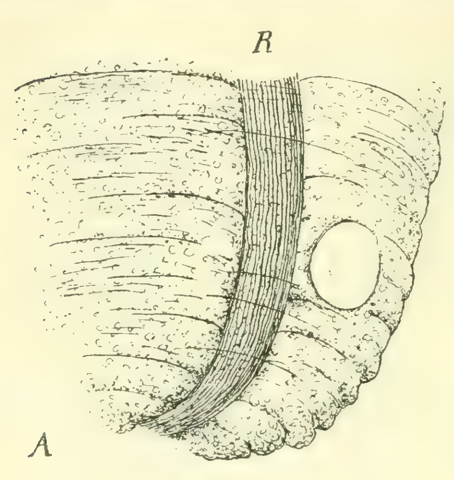
Textfig. *A*.

Hinterende einer *Labidoplax buskii* in der Nähe des Afters (der bei dem Präparat auf der Objektträgerseite des Tieres lag und daher nicht mitgezeichnet wurde. Man sieht die Körperwand (Epidermis und Cutis) und als innere Grenze die Ringmuskelschicht; ferner 3 Radien und am Ende eines Interradius einen Abdominalporus geöffnet. Nach dem lebenden Objekt mit dem Zeichenapparat gezeichnet. 86/1.

sicherlich parallel den Ringmuskelfasern erfolgt und wahrscheinlich nicht in Mehrzahl und nicht immer am Hinterende aufgetreten sein.

Der Charakter der beschriebenen Öffnungen als normaler Organe bestätigte sich in bündigster Weise durch ihr aktives Verhalten. Ich konnte aufs deutlichste beobachten, wie die Öffnung sich gelegentlich schloß, um nach einiger Zeit wieder aufzugehen und neue Flüssigkeit und Wanderzellen passieren zu lassen. In andern Fällen spielte der Durchmesser eines Porus mehrfach zwischen verschiedenen Öffnungen. Auch habe ich gesehen, daß ein großer Haufen Wanderzellen und eine noch größere Pseudonavicellencyste erst die Öffnung fast verstopften und nicht passieren konnten und daß ihnen dann erst durch Erweiterung der Öffnung freier Durchtritt ermöglicht wurde.

Nach Schluß eines Porus ist der Ort desselben kaum wahrzunehmen; nur eine kleine Körnelung, die wohl auf Ansammlung mehrerer Kerne beruht, verrät die Stelle. Doch ist es kaum möglich eine solche Stelle mit Sicherheit zu bezeichnen, wenn man nicht vorher die Öffnung an dem Ort sich hat schließen sehen. Darin liegt auch wohl der Grund, warum die beschriebenen Organe bisher nicht gefunden wurden. Bei der Fixierung schließen sich die Poren meist, und am gefärbten Präparat wagt man oft nicht eine Kernansammlung oder dergleichen auf eine geschlossene Öffnung zu beziehen. Die Abdominalregion der Synaptiden bietet mit ihren Hautrunzeln, mit den Cloakendilatatoren, dem Darm und seinen Schichten usw. die denkbar ungünstigsten Aussichten für klare Totalpräparate. Doch habe ich bei Vermeidung jeder Schrumpfung die Poren auch an konserviertem Material einwandfrei nachweisen können.



Textfig. *B*.
Hinterende von *Labidoplax buskii* in der Nähe des Afters, dessen Ort ungefähr durch den Buchstaben *A* angegeben wird. Rechts ein Abdominalporus in maximaler Öffnung. Punktiert ist ein kleinerer Umfang eingetragen, der während des Zeichnens unter anderen angenommen wurde. *R* bedeutet Radius. Nach dem Leben mit dem Zeichenapparat entworfen. ZEISS. Apochr. 16 mm. Komp-Ocul. 12. 208/1.

Es war natürlich zu vermuten, daß ein feiner Sphincter den Verschluß der Poren bewirkt, und auch die offenbar nicht lediglich durch den Flüssigkeitsdruck bewirkte (wenn auch vielleicht ausgelöste) Öffnung weist auf das Vorhandensein radiärer Muskelfäserchen hin. Am fixierten Objekt fand ich eine Reihe feiner das Loch umgebender Fasern, in denen man wohl jenen Sphinkter erblicken darf.

Auf Grund der eben mitgeteilten Tatsachen halte ich mich berechtigt eine Mitwirkung der Abdominalporen bei der Excretion als wahrscheinlich anzunehmen. Ich will hier die Frage nach der Excretion der Echinodermen nicht aufrollen, sicher ist aber, daß Wanderzellen dabei eine große Rolle spielen. Die oben genannten Forscher ließen die Wanderzellen der Holothurien aus der Leibeshöhle austreten, durch Wasserlungen, Wimperurnen usw. Darüber, daß excretstoffbeladene Wanderzellen in der Leibeshöhle in großer Zahl anzutreffen sind, herrscht Einigkeit.

So ist es klar, daß, wo Abdominalporen vorhanden sind, auch die Excretstoffträger diesen direkten Weg nach außen benutzen werden. Daß Wanderzellen in großen Mengen bei Öffnung der Poren mit ausströmen, habe ich wiederholt direkt gesehen.

In besonders guter Übereinstimmung steht meine Auffassung mit den Befunden CUÉNOTS (1902). Wie CLARK (1899) fand CUÉNOT (1902, S. 86—91), daß injizierte Tusche in den Wimperurnen angesammelt wird. Erst dann nehmen die dort befindlichen aus Wanderzellen konstituierten Plasmodien die Körner auf. Die mit den Fremdkörpern beladene Plasmamasse einer Urne vereinigt sich dann mit denen andrer, wird als Klumpen frei, der sich in der Leibeshöhle mit weiteren Massen verbindet und so die großen Wanderzellenklumpen bildet, von denen oben die Rede war und die ich auch bei urnenlosen Synaptiden fand. Diese beladenen Wanderzellen wandern also nach CUÉNOT (l. c. S. 90—91) nicht durch die Basis der Wimperorgane in die Haut, wie SEMON (1887, S. 420—421), SCHULTZ (1895, S. 392—393) und CLARK (1899) angenommen hatten, sondern fallen in vergrößerten Massen in die Leibeshöhle zurück. Ihr weiteres Schicksal, das CUÉNOT dunkel läßt, wird sein, daß sie durch die Abdominalporen nach außen gelangen.

Injizierte gelöste Stoffe (Ammoniakkarmin) sollen von Wanderzellen (und Epithelzellen) aufgenommen und diese dann durch eine specifische Agglutinierung in den Urnen angehäuft werden. Das weitere Schicksal wäre das gleiche (S. 89).

Zu dieser Eliminierung gelöster Stoffe möchte ich jedoch die Vermutung aussprechen, daß die Lösungen zum großen Teil einfach durch Öffnung der Abdominalporen entfernt werden können. Überhaupt muß ich trotz der ausgezeichneten Übereinstimmung mit der Hypothese einer Excretion durch Wanderzellen betonen, daß bei den mit Abdominalporen versehenen Tieren wahrscheinlich ein Teil der Excretstoffe in gelöster Form aus Geweben und Wassergefäßsystem in die Leibeshöhle gelangt und dann direkt als Flüssigkeit ausgeführt wird.

Natürlich kommen auch noch andre Leistungen in Frage. Bei gesteigertem Druck (wie z. B. unter dem Deckglas) und zu großer Flüssigkeitsmenge in der Leibeshöhle kann durch die Poren leicht Abhilfe geschaffen werden. Bei zu geringem Flüssigkeitsgehalt kann wahrscheinlich auch Seewasser aufgenommen werden. Doch habe ich das nicht beobachtet. Eine Wasseraufnahme würde natürlich auch den Gedanken an eine Unterstützung der Atmung auf diesem Wege nahe legen, zumal bei Tieren, denen wie *Labidoplax buskii* sowohl Kiemenbäume als auch Wimperurnen fehlen.

Weiter mag erwähnt werden, daß sicherlich die Gregarinen, die zuerst meist in der Lacune der Darmwand sitzen und dann in die Leibeshöhle gelangen, in ihren der Ausbreitung dienenden Formen durch die Abdominalporen frei werden. Auch die parasitischen Schnecken bzw. ihre Brut, über deren Ein- und Auswanderung sich schon Baur den Kopf zerbrach (1864, 3, S. 92—97) könnten eventuell den Porenweg benutzen.

Endlich kann man daran denken, die Abdominalporen mit dem Geburtsakt derjenigen Holothurien in Zusammenhang zu bringen, deren Junge sich in der Leibeshöhle entwickeln (*Thyone rubra* Clark [vgl. Clark 1901, S. 166—167], *Phyllophorus urna* Grube [vgl. Ludwig 1898, S. 95—96], *Synaptula hydriformis* [Lesueur], *Leptosynapta minuta* [Becher] [vgl. Becher 1906, S. 508 und Textfig. 2], *Chiridota rotifera* [Pourtales] [vgl. Clark 1910, S. 499—500]). Über die Art der Befreiung der Jungen aus der Leibeshöhle ist bei diesen Tieren nichts bekannt, nur bei *Synaptula hydriformis* haben H. L. Clarks Untersuchungen (1895, S. 57 und 59—60) sichere Anhaltspunkte gegeben. Mir selbst war aus Mangel an ausreichendem Untersuchungsmaterial die Geburt der Jungen meiner *Leptosynapta minuta* dunkel geblieben. Nach meinen Funden an *Labidoplax buskii* tauchte daher sofort die Vermutung in mir auf, daß auch bei jenen lebendig gebärenden Formen Abdominalporen vorhanden sein möchten und daß deren Erweiterung — mit oder ohne Vergrößerung durch weiteres Reißen — der Befreiung der Jungen aus der Leibeshöhle dienten. Dies scheint mir gut zu stimmen zu Clarks Beobachtungen, nach denen die Brut durch einen Riß der Körperwand nahe dem After frei werden kann (vgl. Clark 1905, S. 57 und tab. 12, fig. 29). Häufiger sollen die jungen Tiere hier allerdings durch den After geboren werden, in den sie durch Reißen des Enddarmes nahe seiner Mündung gelangen werden. Der genannte Forscher hat zudem gefunden, daß im Rectum die Furchen des inneren Epithels so tief werden können, daß sie mit Einstülpungen des Cölomepithels an gewissen Stellen zusammentreffen und richtige Öffnungen des Cöloms in den Darm darstellen (l. c. tab. 12, fig. 30 und 31). Durch diese Öffnungen sollen die Spermatozoen anderer Individuen zur Befruchtung aufgenommen werden (l. c. S. 59—60), und obwohl diese Löcher viel zu klein sind, um der Geburt direkt zu dienen, hat Clark doch schon vermutet, daß sie die Ausgangsstellen für das Reißen der Rectumwand darstellen könnten (l. c. S. 57). Klappen oder Wimpern hat Clark an jenen rectalen Kanälen nicht beobachtet, und so vermutet er, daß die Regulierung der Passage durch Schluß oder Öffnung des

Afters mittelbar besorgt würde. CLARK ist in seiner Monographie (1907) auf diese Angaben nicht wieder eingegangen und bei der Untersuchung der lebendig gebärenden *Chiridota rotifera* (die sonst entsprechende Verhältnisse aufweist) »the study of preserved material has thrown no light on these points« (1910, S. 499). Trotzdem glaube ich, daß CLARKS Beobachtungen an *Synaptula hydriformis* zu Recht bestehen, und es scheint mir auch, daß sie meinen Befunden nicht direkt widersprechen. Vielleicht sind auch CLARKS rectale Öffnungen aktiv beweglich, und da sie unweit des Afters liegen, so ist der topographische Unterschied nicht ganz prinzipiell, zumal da das Rectum der Körperwand entwicklungsgeschichtlich und auch histologisch nahe steht. Möglicherweise weisen die gelegentlichen Geburtsrisse in der Körperwand des Hinterendes sogar auf ganz entsprechende Abdominalporen hin, wie ich sie gefunden habe. Jedenfalls aber stimmt CLARKS Beobachtung mit der meinigen darin überein, daß sie gleicherweise Öffnungen der Leibeshöhle nachweist, mögen dieselben nun in den Darm oder direkt nach außen gehen. Man kann natürlich gegen eine solche vereinheitlichende Betrachtung einwenden, daß jene rectalen Öffnungen der *Synaptula hydriformis* verheilte Reste alter Risse sein oder wenigstens mit dem Lebendiggebären bzw. der Befruchtung in der Leibeshöhle zusammenhängen könnten, während bei *Labidoplax buskii* solche Verhältnisse nicht in Betracht zu kommen scheinen. Diese Möglichkeit läßt sich vor der Hand nicht ausschließen, doch hat es, wenn die Abdominalporen eine weitere Verbreitung haben sollten, etwas Wahrscheinlichkeit für sich, daß die lebendig gebärenden Formen die einmal vorhandenen Organe ausgenutzt haben. Mehr läßt sich natürlich nicht sagen, zumal nicht über die Cucumariiden mit ähnlicher Brutpflege.

Ferner könnte man gegen das Zusammenbringen meiner Beobachtungen mit denen CLARKS einwenden, daß sich die letzteren besser an andre Erfahrungen über Öffnungen der Cloake in die Leibeshöhle anschließen lassen. So findet nach SEMPER das Ausstoßen der Eingeweide durch Risse der Cloakenwand statt und auf ganz entsprechende Weise finden die CUVIERschen Organe ihren Weg (1868, S. 127—128). Freilich ist das normale Vorhandensein dieser Öffnungen niemals nachgewiesen worden. SEMPER vermutet aber, daß normale kleine Öffnungen gefunden werden würden, obwohl ihm dies selbst nicht gelang (vgl. auch LUDWIG 1889—92, S. 237—238, 402, 418).

Wir haben mit dieser Erörterung der Beziehungen von Abdominalporen und Brutpflege schon die Frage nach der Verbreitung dieser Organe angeschnitten. Hier können nur weitere Untersuchungen Auf-

klärung bringen. Denn in der Literatur liegt so gut wie nichts Bestimmtes über äußere Öffnungen der Leibeshöhle vor. Nur QUATREFAGES' (1842, S. 65) »Spiracula«, die, vier bis fünf an der Zahl, interradial liegen und den durchbohrten Gliedern des Kalkringes entsprechen sollen, wären hier zu nennen. Schon BAUR (1864, 1, S. 17 und 26—27) sah den Fehler in dieser Angabe: die Durchbohrungen des Kalkringes kommen den Radialgliedern zu; er bestreitet überhaupt die Existenz jener bewimperten »Orificia aquifera«. JOH. MÜLLER hatte schon früher (1850, S. 131) vergeblich versucht, QUATREFAGES' Beobachtungen zu bestätigen, denkt aber (1852, S. 46 ff.) an eine Identität mit den von ihm bei Larven beschriebenen kontraktilen Rosetten. Meine Wiederauffindung der Rosetten hat gezeigt, daß sie »pulsierende Peritonealsäckchen« darstellen; die kontraktilen Rosetten können also keine Orificia aquifera sein — vorausgesetzt, daß die von mir beschriebenen Organe wirklich mit JOH. MÜLLERS Rosetten identisch sind. Vollkommene Sicherheit darüber, welche Beobachtungen jenen alten Angaben zugrunde liegen, ist wohl nicht mehr zu erlangen. SEMPER (1868, S. 127) suchte gleichfalls vergebens nach den Spiracula und leugnet ihre Existenz. Auch späterhin hat kein Forscher etwas ähnliches gesehen und man konnte mit LUDWIG (1889—92, S. 237) sagen, »dass es überhaupt bislang an einem sicheren Nachweise einer Verbindung der Leibeshöhle mit der Aussenwelt fehlt«. Eine Identifizierung von QUATREFAGES Spiracula mit den von mir beschriebenen »Abdominalporen« verbietet schon die total verschiedene Lage.

II. Über das Vorkommen gestielter (Tentakel-) Sinnesknospen auf der Rumpfwand und über ihre vorwiegend bilateralsymmetrische Anordnung.

Seit QUATREFAGES' erster Beschreibung sind die knospenförmigen Sinnesorgane der Paractinopoden den Holothurienforschern wohlbekannte Bildungen, die bei vielen Arten, immer an der Innenseite der Tentakeln, in mehr oder weniger großer Zahl gefunden wurden. QUATREFAGES und die nachfolgenden Beobachter (BAUR, JOH. MÜLLER und SEMPER) hielten diese Organe noch für Saugnäpfe; erst HAMANNS histologische Untersuchung (1883, S. 319 und 1884, S. 22 ff.) ergab, daß es sich um Sinnesorgane handelt, eine Erkenntnis, die in der Folgezeit immer bestätigt wurde. Mit der Deutung dieser sehr weit verbreiteten Gebilde als Geschmacks- bzw. Geruchs-Geschmacksorgane schien es in gutem Einklang zu stehen, daß sie sich immer an der Innenseite der Fühler fanden, also an Stellen, an denen die Nahrung vorbeipassieren

muß und an Organen, deren Funktion zu einem sehr wesentlichen Teil in der Besorgung der Nahrung besteht.

Die Auffassung der Sinnesknospen als ausschließlicher Fühlerorgane mußte erst 1907 aufgegeben werden, als ich mitteilen konnte, daß bei *Rhabdomolgus ruber* ganz entsprechend gebaute — wenn auch ungestielte — Organe in der Halsregion des Rumpfes, also auf dem Körper außerhalb des Fühlerkranzes, aufsitzen (1907, S. 606—607, tab. 33, fig. 19, 20 und tab. 34, fig. 29) während die Fühler hier derselben entbehren. Später (1910, S. 358 und tab. 22, fig. 13) beschrieb ich dann einen vermittelnden Befund: bei *Leptosynapta minuta* fanden sich gleichzeitig je eine Sinnesknospe auf den zehn Fühlern und etwa ein halbes Dutzend knospenförmiger Sinnesorgane in der Halsregion. Auch hier waren die Organe der Halszone ungestielt und wiesen insofern einen Gegensatz zu den gerade bei *L. minuta* schön gestielten Fühlerknospen auf. Dieser Unterschied ist zwar nicht prinzipiell, da auch die Knospen der Fühler sich in dieser Hinsicht bei nah verwandten Arten verschieden verhalten können, so sind sie z. B. bei *Labidoplax digitata* gestielt, bei *L. thomsonii* dagegen ragen sie kaum über die Oberfläche des Fühlers vor (vgl. LUDWIG 1898, S. 3 und 5, HAMANNS Angaben beziehen sich offenbar nicht auf *L. digitata* sondern auf *L. thomsonii*, siehe ferner meine Darstellung 1907, S. 604—606 und 1910, S. 324—325).

Meine Beobachtungen an *Labidoplax buskii* ergänzen meine früheren Funde nun in der schönsten Weise. Ich fand am lebenden Tier, daß auch hier die Sinnesknospen nicht auf die Fühler in ihrem Vorkommen beschränkt sind, sondern auch auf dem Rumpf und zwar nicht nur in der Halsregion sondern in großer Zahl bis an das Hinterende des Tieres hin anzutreffen sind. Freilich ist auch hier die Halsregion noch etwas bevorzugt; denn die Organe stehen dort erheblich dichter, während sie nach hinten zu mehr und mehr spärlich werden. Unsre Photographien (Tafelfig. 1 und 2) geben eine Vorstellung von der Häufigkeit und der Verteilung.

Ich nahm nach meinen Untersuchungen am lebenden Objekt zunächst an, die Organe wären gleichmäßig über den ganzen Querschnitt des Körpers verteilt. Daran ist richtig, daß zumal ganz vorn die Sinnesknospen tatsächlich in jedem Interradius auftreten können. Ausgebreitete Hautstücke von fixiertem Material zeigten mir aber, daß weitaus die Mehrzahl der Knospen in zwei Streifen angeordnet sind, die bei allen Tieren eine konstante Lage aufweisen. Sie laufen nämlich in der Nähe und dorsal von den beiden seitlichen ventralen Radien. Auf unsern Photographien (Tafelfig. 2 und 3) ist das klar zu erkennen.

Diese Anordnung, bei der die wenigen übrigen Knospen sich wie einsame Verirrte ausnehmen, ist nicht nur eine regelmäßige, sondern auch eine bilateralsymmetrische. Sie ist symmetrisch zu jener alten Symmetrieebene, die durch den Steinkanal bestimmt wird und deren altererbte Gestalt in mannigfaltigen Zügen selbst bei unsern Tieren hervortritt, deren Organisation die Bilateralität (zugunsten des radiären Baues) so sehr zu verleugnen scheint.

Hier erhebt sich die Frage, ob die Verteilung von Sinnesknospen über den Körper einen alten meist verloren gegangenen Besitz oder eine neue Erwerbung der genannten drei Arten darstellt. Bei den Knospenreihen, die das Trivium an seinen dorsalen Grenzen begleiten, denkt man unwillkürlich an eine Holothurie mit stark abgeplatteter Bauchseite, die nun gerade dort, wo die Kriechsohle aufhörte, also nahe am Boden einen Streifen mit Sinnesorganen besäße. Aber wir wissen nichts über entsprechende Sinnesorgane bei Tiefseeholothurien oder andern Formen mit stark differenzierter Rückenseite. Die Homologisierung mit Füßchenendplatten stößt sowohl in vergleichend anatomischer wie auch histologischer Hinsicht auf die größten Schwierigkeiten, ganz abgesehen davon, daß man schon die Tastpapillen der Synaptidenhaut (die auch bei unsrer Art reichlich und gleichmäßig verteilt anzutreffen sind) als korrespondierende Bildungen der Endscheiben zu betrachten pflegt.

Man darf allerdings nicht denken, daß jene Knospenanordnung phylogenetisch alt sein müßte, weil sie sich der alten Bilateralität einfügt. Ich habe schon früher (1907, S. 671 ff.) ausführlich auseinandergesetzt, daß sowohl Radiär- als auch Bilateralsymmetrie primärer als auch sekundärer Natur sein können (vgl. auch Semon 1888, S. 288). Die allgemein verbreitete Anschauung, daß die bilateral symmetrischen Züge der Echinodermen die Überbleibsel einer längst überwundenen früheren Organisation seien, darf nicht in Übertreibung dazu führen, die Bedeutung der Bilateralsymmetrie bei neueren Erwerbungen zu unterschätzen. Die Bilateralität ist noch heute ein aktiver Faktor der Entwicklung, der neuen Errungenschaften seinen Stempel aufdrückt. Sie ist von der siegreichen Radiärsymmetrie noch nicht gefesselt, ihr Ringen dauert fort und entbrennt bei vielen Neuerwerbungen von neuem, wobei die eine Bildung in den Kreis der radiären Symmetrie gezwungen wird, die andre in Anlehnung an die Bilateralität sich in den Organismus einfügt. Kalkring und Fühler geben uns Beispiele von neuerlichen Siegen der bilateralen Tendenzen, von sekundär bilateral symmetrischen Zügen (vgl. 1907, S. 585—587 und 641—642). So mag es auch mit dieser Sinnesknospenanordnung stehen. Dunkel bleibt dabei

freilich, wie bei verwandten Fragen, in welcher Weise durch Momente der Zweckmäßigkeit und Selektion oder auf den verborgeneren Wegen der Correlation der Sieg der bilateralen Symmetrie zugewendet wurde.

Doch zurück zu den Beobachtungen. Die Sinnesknospen der Körperwand bei *L. buskii* sind auch dadurch von Interesse, daß sie genau so gestielt sind und auch nach der Konservierung wenigstens noch deutlich tönnchenartig vorspringen wie die gestielten Knospen der Fühler bei unsrer und vielen andern Arten. Auch auf den Photographien nach konservierten Tieren (Tafelfig. 1, 3 und 4) ist das noch vollkommen deutlich zu erkennen. Dadurch wird die Übereinstimmung mit den Fühlerknospen vollends offenbar.

Auf dem Boden der Grube eines knospenförmigen Sinnesorgans stehen lange Geißeln. Diese Geißeln hatte ich auf Schnitten auch an den Halsknospen bei *Rhabdomolgus* und *Leptosynapta minuta* wahrgenommen. In den Fühlerknospen kann man diese Geißeln im Leben in jener lebhaften Bewegung sehen, die mir selbst von *L. minuta* und von andern Objekten aus Anschauung bekannt war. Bei *Labidoplax buskii* habe ich nun diese ununterbrochene lebhafte Tätigkeit der Geißelgruppe auch an den Knospen der Körperwand direkt beobachtet.

Die Form der Knospen ist auf unsern Tafelfiguren (1, 3 und 4) deutlich zu erkennen. Besonders bemerkt werden soll nur, daß die in die bewimperte Grube führende Öffnung nicht rund sondern oval bis spaltförmig ist[1]. Auch das ist an einigen Stellen von Fig. 1 zu ahnen und in Abbildung 4 für sich dargestellt. Wenn die die längliche Öffnung begrenzenden langen Lippen sich öffnen und schließen (solche Bewegungen habe ich auch an Tentakelknospen von *L. minuta* gesehen) so hat man fast den Eindruck, eine kleine Pedicellarie vor sich zu haben.

In histologischer Beziehung mag bemerkt werden, daß sich das äußere Epithel auf dem Rand der Knospe zu einer ovalen Einsenkung einstülpt. Die Zellen dieser Einsenkung sind größer und mit dickeren Kernen versehen als das Hautepithel. Die Einsenkung wird nun durch die größten centralen Zellen bis auf die erwähnte Grube wieder ausgefüllt. Die Kerne der centralen Zellen sind gleichfalls dicht gedrängt, sie liegen nicht mehr in einer Fläche wie die der peripheren Teile der Einsenkung, sondern in einer Gruppe zusammen unter der Grundfläche der Grube. Diese centralen Zellen sind es, die die beweglichen Geißeln tragen. Eine Reihe großer Basalkörner ist unschwer zu erkennen. Basalwärts setzen sich diese Zellen der »Knospe« im engeren Sinne in

[1] Dies ist angedeutet in einer Figur von *Leptosynapta acanthia* bei CLARK (1907, Tab. V, Fig. 22).

einen Nerven fort, dessen dicke Masse direkt unterhalb der Einsenkung wie ein Ganglion aussieht. Um eine Ansammlung von Kernen handelt es sich hier aber nicht, sondern offenbar lediglich um die Fortsätze der centralen Zellen, deren Kerne eben in der Einsenkung der Knospe liegen.

Von den Sinnesknospen der Fühler ist kaum etwas Besonderes zu sagen. Sie stehen auf der basalen Hälfte der oralen Tentakelseite. Meist findet sich, wie schon Östergren (1905, S. CLVI) angibt, auf den Fühlern je eine Knospe, die jedoch zuweilen einzelnen Tentakeln fehlen kann. Ich habe ein Präparat, in dem nur sechs Fühler eine Knospe besitzen. Auch kann ich hinzufügen, daß manchmal zwei Knospen auf einem Fühler stehen. In Bau und Aussehen entsprechen sie bis ins einzelne den Knospen der Körperwand. Auch hier ist die Öffnung länglich bis rautenförmig, und im Stiel ist die Nervenmasse zu sehen.

III. Über eine bestimmte Orientierung der Kalkkörper zum Centralnervensystem und ihre Erklärung.

Seit langem ist als allgemeine Regel bekannt, daß die Anker und Ankerplatten der Synaptinen mit ihrer Hauptachse quer zur Längsrichtung des Körpers liegen. Dabei ist aber der Bogen des Ankers (und mit ihm das zugehörige freie Plattenende) bald nach der einen, bald nach der andern Seite gerichtet. Jeder Synaptidenkenner ist mit diesen Tatsachen vertraut, und so erübrigt es sich, irgendwelche Literatur darüber anzuführen, zumal ich noch vor kurzem diese Verhältnisse im einzelnen besprochen habe (1911). Es müssen Orientierungsmittel und Orientierungsfähigkeiten (oder Ursachen) vorhanden sein, die das spiculabildende Plasma antreiben, den Schaft des Ankers und die Symmetrieebene der Platte immer in die Querrichtung der Körperwand einzustellen, dagegen schien es nach dem Zeugnis der bisher bekannten Tatsachen völlig dem Zufall überlassen, ob der Bogen bzw. die Handhabe des Ankers (und das verbundene Gelenk-Bügelende der Platte) nach rechts oder links wies. Bei allen größeren Synapten wechselt das eben ohne Vorzug von Platte zu Platte. Auch in meiner eben erwähnten Arbeit ist dieses Verhältnis noch stillschweigend als allgemeingültig angesehen.

Indessen ist bei *Labidoplax buskii* auch diese Willkür beseitigt oder wenigstens stark eingeschränkt. Wir wollen bei dieser Art einmal diejenigen Anker und Platten, die frei in den Interradien liegen, von denjenigen unterscheiden, die (von den Interradien her) den Radien unmittelbar anliegen. Über den Radiärmuskeln und Nerven selbst liegen keine Anker und Platten. Auch die freien interradiären Platten sind nicht

massenhaft vorhanden, hinten sind sie ganz spärlich, nach vorn zu bilden sie oft eine einzige Reihe in der Mitte jedes Interradius. In andern Fällen liegen allerdings mehrere Platten in den oralen Teilen der Interradien unregelmäßig zerstreut nebeneinander.

Bei diesen interradiären Platten — mögen sie nun einreihig oder zerstreut liegen — herrscht nun genau wie bei den übrigen Synapten völlige Willkür in der Lage des Bogen- und Handhabenendes vom Anker (und der associierten Plattenteile).

Das gilt jedoch nicht von den die Radien flankierenden Kalkkörperreihen. Auch diese Reihen sind am oralen Ende des Körpers bedeutend dichter, und der Eindruck größerer Häufigkeit wird noch dadurch vergrößert, daß die Tiere hinter dem Kopf besonders oft Längskontraktionen aufweisen, wobei dann die Anker und Plattenpaare sozusagen Schulter an Schulter zu stehen kommen (vgl. Tafelfig. 5).

Betrachtet man nun diese den fünf Centralnervenstämmen eng anliegenden Kalkkörper genauer, so ist leicht zu konstatieren, daß sowohl vorn wie hinten fast immer Bogen- bzw. freies Ende (von Anker bzw. Platte) vom Radius abgekehrt sind, wogegen Handhabe und Gelenkende sich ihm zuwenden (siehe unsre photographische Fig. 5). Es gibt gelegentlich Ausnahmen von der Regel, die zeigen, daß der orientierende Einfluß kein absolut zwingender ist, oder daß es eine Zone in der Nachbarschaft der Radien gibt, in der die Orientierung noch zweifelhaft bleibt. Diese gelegentlichen Ausnahmen hindern indessen nicht, daß die beschriebene Gesetzmäßigkeit sehr auffallend ist und besonders für mich frappierend sein mußte, weil ich durch lange Beschäftigung mit der Orientierung und Beeinflussung der Anker und Platten für solche Daten eingestellt war.

Wenn wir nun an die Deutung dieses merkwürdigen Fundes herantreten, so können wir mit der Frage beginnen: handelt es sich in dieser Stellung der Anker und Platten um eine Anpassung oder ist sie die zwecklose Wirkung direkter mechanischer Verhältnisse bzw. orientierender Ursachen?

Nun ist zunächst nicht einzusehen, welche dynamischen Umstände den Ankerbogen vom Radius abdrücken sollten. Bei gespannter Haut liegen Epidermis und Ringmuskellage in den Interradien nahe zusammen, während unmittelbar neben dem Radiärnerv natürlich eine etwas dickere Lage der Cutis erhalten bleiben muß. Doch ist nicht zu verstehen, warum gerade der Ankerbogen, dessen Arme mit dem Schaft nicht in einer Ebene liegen, an die dünneren Teile der Körperwand geschoben werden sollte. Auch liegen die Anker, wie aus einigen An-

lagestadien hervorgeht, offenbar von vornherein (ohne Schiebung und Einstellung) in der richtigen Lage.

Man könnte weiter an einen mittelbaren orientierenden Einfluß der Radiärnervenstämme denken; denn gerade ihnen wenden sich die Handhaben- und Gelenkenden zu (mehr noch als den cölomwärts vorspringenden Radiärmuskeln). Zudem hat der Gedanke eines orientierenden Einflusses des Nervensystems vielleicht für manchen etwas Annehmbares. Doch brauche ich nicht zu sagen, daß auch bei solcher Annahme absolut nicht klar wird, warum der Nerv gerade auf die Annäherung der Handhaben- bzw. Bügelenden hinwirkt.

Solchen leeren Annahmen gegenüber hat die Deutung der Anordnung als einer Anpassung weit bessere Grundlagen. Gewöhnt, bei den Kalkkörpern Zweckmäßigkeit selbst in den letzten Details zu finden, kam mir der Gedanke, daß Östergrens Theorie der Ankerfunktion vielleicht den adaptativen Charakter jener Orientierung enthüllen könnte. Östergrens überraschende Idee, die mit einem Schlage die so lange Zeit falsch gedeutete Ankerfunktion erklärte, war bekanntlich folgende. Der Anker ist mit seinem Handhabenende beweglich mit dem Bügelende verbunden und kann sich, gegen den Bügel gelehnt, auf- und niederlegen. Die Platte ist in tieferen Lagen der Cutis festgelegt, der Ankerbogenscheitel aber unmittelbar unter der Epidermis angeheftet. Spannt sich die (dünngewordene) Körperwand, so wird der Anker auf die Platte niedergedrückt, aber die Bogenarme werden damit nicht wie der Schaft parallel zur Plattenebene, sondern stemmen sich schräg nach außen, in der Enge die Epidermis mit den Spitzen etwas vortreibend. So entsteht das Kletten bei gespannter Haut. Läßt die Spannung nach und wird die Haut dicker, so entfernt sich die Epidermis von den tieferen Cutislagen, sie nimmt den Bogen mit, der Ankerschaft stellt sich schräg, die Bogenarme dagegen werden jetzt parallel zur Epidermis. Die Bogenspitzen hören auf, die Epidermis vorzudrücken und das Kletten läßt nach (vgl. Textfig. *D a* und *b*, S. 319).

Somit ist klar, daß die Möglichkeit starker Verdünnung der Körperwand Voraussetzung ist für die Wirkung des Ankerbogens und seiner Spitzen. Nun fanden wir aber schon vorhin, daß neben dem Radiärnervenstamm die Körperwand niemals dünner werden kann als der Nerv ist; wenn also der Ankerbogen hierhin gewendet wäre, so würde nie die Enge entstehen, durch die er gezwungen wird mit seinen schräg gestellten Spitzen die Epidermis vorzutreiben, kurz er würde kein Kletten hervorrufen können. Bei der wirklich vorhandenen Lage aber ragen freies Plattenende und Ankerbogen in die dünnwerdende Wand-

partie hinein. Der Anker kann also kletten: Raumausnutzung und günstige Funktionsbedingungen sind dabei zweckmäßig vereint.

Gegen diese Erklärung kann man kein Argument aus dem Umstand schmieden, daß nicht bei allen Synaptinen jene Anordnung in der Nähe der Radien vorhanden ist. Fast alle Synapten sind größer als *L. buskii*; sie haben auch eine dickere Haut. Eine dichte Bindegewebslage zieht über den Radiärnerven hin, und auf dieser Lage können die Ankerplatten ruhen und bei Wandspannung auch neben dem Nerv Halt genug finden zum Anstemmen gegen die Haut. So sehen wir bei größeren Synapten die Anker denn auch über den Radien selbst liegen, und eine Reihenstellung und Orientierung ist damit sinnlos.

Ich halte daher die oben gegebene Erklärung im wesentlichen für zutreffend. Unsre Deutung hatte die kurz geschilderte Art der Ankerfunktion zur Voraussetzung. Darin, daß Östergrens auch sonst wohl fundierte Theorie sich bei ganz neuen, nicht vorhergesehenen Verhältnissen als anwendbar und fruchtbar erweist, sehe ich eine starke Bestätigung derselben.

Mit dieser teleologischen Deutung ist natürlich nicht auch jede causale Erklärung überflüssig. Vielmehr muß weitergefragt werden: wenn die Anker und Platten zweckmäßigerweise so liegen müssen und durch erbliche Anlagen getrieben werden sich so zu legen, wie bringen es dann die kalkbildenden Zellen oder besser das Ankerplattensyncytium fertig, die Spicula richtig anzulegen?

Zunächst müssen da irgendwelche dirigierenden Momente d. h. Orientierungsmittel gesucht werden. Geht vom Nervensystem ein Einfluß aus, der das Plasma des Syncytiums polarisiert? Wirkt dieser Einfluß durch Epidermisnerven im Epithel und weiter im eng damit verbundenen Syncytium? Oder drückt einfach der Nervenstamm auf das zugewendete Ende des Syncytiums und wird durch diesen Reiz eine Polarisierung bewerkstelligt bzw. eine mehr gedächtnismäßige Weckung einer Richtungsverschiedenheit veranlaßt?

Dies alles wissen wir nicht, und es soll auch an dieser Stelle nicht näher diskutiert werden. Eine orientierende Wirkung des Nervenstammes ist ja sehr wahrscheinlich das Mittel der merkwürdigen ontogenetischen Correlation, die der Anordnung zugrunde liegt. Nur sei noch einmal betont, daß dieser Einfluß durchaus nicht unbedingt mit der nervösen Funktion des Radiärstammes und seiner Derivate zusammenzuhängen braucht.

IV. Fühlerstellung und Fühlerströmung.

Es ist bekannt, daß *Labidoplax buskii* die merkwürdige Zahl von elf Fühlern aufweist (siehe Tafelfig. 6). Östergren gibt an, daß selten zehn Fühler vorhanden sein können, was nicht so sehr verwunderlich ist, wenn man bedenkt, daß in der Jugend der Tiere eine Fühlervermehrung stattfinden muß. Persönlicher Mitteilung des genannten Zoologen verdanke ich die Angabe, daß einmal ein Tier mit zwölf Fühlern angetroffen wurde.

Da die zahlreichen Arten mit zwölf Fühlern eine ganz bestimmte Anordnung der Fühler aufweisen, so interessierte es mich, die Stellung des elften Fühlers der *L. buskii* festzustellen. Ich fand, daß er immer im mittleren dorsalen Interradius steht. Bei den Synaptiden mit zwölf Fühlern stehen bekanntlich in den beiden seitlichen dorsalen Interradien je drei, im übrigen immer zwei Tentakel zwischen zwei Radien. Daraus folgt, daß der elfte Fühler der *Labidoplax buskii* nicht einer von den beiden überzähligen des Typus von zwölf Tentakeln ist.

Zu der Verwandtschaft von *L. buskii* gehört nun zunächst *L. media* sowie weiterhin *L. digitata*, *thomsonii* und *dubia*. Diese verwandten Arten haben alle zwölf Fühler, die, wie wenigstens für *digitata* und *thomsonii* feststeht, die typische Anordnung aufweisen. Auf der andern Seite schließt sich *Leptosynapta minuta* an *L. buskii* an, und diese Art besitzt zehn Fühler. Als Specialfall des allgemeinen Problems, ob die geringeren Fühlerzahlen (zehn) durch Reduktion zustande gekommen sind, erhebt sich daher hier die Frage: ist die Elfzahl der Fühler bei *buskii* durch Reduktion von zwölf oder durch Hinzubildung eines neuen zu zehn Fühlern erreicht worden? Nun sehen wir aber, daß der elfte Fühler von *buskii* seiner Stellung nach gar nicht einem der beiden überzähligen Fühler des Zwölfertypus entspricht, so daß es als sehr wahrscheinlich gelten kann, daß *buskii* niemals typisch zwölffühlerig war.

Allerdings könnte man der Reduktionstheorie eine etwas andre Wendung geben und sagen: *buskii* und die andern Formen haben sich schon getrennt, als ihre gemeinsamen Vorfahren noch mindestens 13 Fühler hatten. Von diesen gingen bei *buskii* die überzähligen im linken und rechten dorsalen Interradius, bei den andern der überzählige des mittleren dorsalen Interradius verloren. Aber danach hätte *L. media* in ihrem Fühlerschicksal länger mit *digitata*, *thomsonii* usw. Schritt gehalten als mit der ihr offenbar näher stehenden *buskii*.

Das wäre möglich; doch bilden höher differenzierte und spezialisierte Tiere offenbar seltener den Ausgangspunkt neuer Gruppen als einfache. *L. minuta* ist eine solche einfache Art, die zudem in andrer Beziehung gut geeignet ist zu der *Labidoplax*-Gruppe hinüber zu führen. Diese Art hat zehn unverzweigte Fühler. Eine abgespaltene Form wird größer und dementsprechend wird die Fühlerzahl auf elf erhöht, die Fühlerform durch zwei Seitenästchen kompliziert: wir kommen zu *L. buskii.* Eine nah verwandte Form neigt zu stärkerem Wachstum, sie erhält also gleich zwei neue Fühler, und die Tentakel bekommen vier Enden.

Wie dem nun auch sein mag, sicher ist, daß die Elf- und die Zwölfzahl von der einen oder andern Seite her selbständig erreicht wurden: die zwölf Fühler sind hier nicht die elf plus ein neuer, und die elf nicht die zwölf minus einem. Um so auffallender ist, daß in beiden Fällen die Anordnung sich der Bilateralsymmetrie einfügt. Wir dürfen hier an das bei den Sinnesknospen über secundäre Bilateralsymmetrie Gesagte erinnern. Denn auch wenn eine Reduktion der Zahl stattgefunden hätte, würde die bilaterale Gruppierung sekundär sein; wir wissen nämlich, daß bei 15 Tentakeln wieder eine radiäre Anordnung bei Synaptiden vorliegt (5×3).

Die bilaterale Symmetrie, die selbst im Kranz der zehn Fühler von *Rhabdomolgus* in versteckter Weise hervortrat, scheint hier in der Anordnung der Fühler zu walten. An die Zahl der Fühler ist die symmetrische Tendenz dabei nicht gebunden: selbst bei 13 Fühlern scheint sie sich durchzusetzen[1].

Es wäre in dieser Hinsicht interessant, das *buskii*-Individuum mit anormaler Zwölfzahl zu untersuchen. Wenn auch diese zwölf Fühler die typische Zwölferanordnung zeigten, so fiele damit ein bedeutendes Licht auf das Wesen der Bilateralsymmetrie. Es würde klar werden, daß dieselbe auch im Individuum nicht an ihr normales concretes Objekt gebunden ist, sondern sich dem anormalen mitteilen und — bei einmal eingeleiteter anormaler Bildung — das Normale sogar hemmen kann. Denn wenn eine überzähliger Fühler in einem seitlichen dorsalen Interradius aufgetreten wäre, so würde sie den dazu unsymmetrischen normalen elften Tentakel hemmen und einen weiteren zwölften Fühler in den opponierten dorsalen Interradius zwingen.

Noch an eins ist zu erinnern. Wir fanden bei *Rhabdomolgus* in

[1] Bei 13 Fühlern scheinen zwei überzählige im linken und rechten dorsalen Interradius und der dritte im mittleren d. J. oder in einem ventralen Radius zu stehen.

der Länge der Fühler eine leichte Bevorzugung der dorsalen Seite des Tieres. In der bekannten Zwölffühleranordnung tritt dieselbe Bevorzugung eklatant zutage. Es ist bemerkenswert, daß die Stellung des elften Fühlers im mittleren dorsalen Interradius dieselbe Dominanz der Dorsalseite dartut. Ob die Reduktion der beiden ventralen Fühler bei Dendrochiroten unter demselben Gesichtspunkt betrachtet werden darf, mag dahingestellt bleiben.

Strömung der Wassergefäßflüssigkeit in den Fühlern.

Es ist bekannt, daß die Flüssigkeit und mit ihr die Inhaltszellen des Wassergefäßsystems in lebhafter Bewegung zu sein pflegen. Neben den starken Bewegungen und mechanischen Funktionen der Tentakel werden Wimpern des Innenepithels für diese Bewegung verantwortlich gemacht.

Bei *L. buskii* fand ich am lebenden Tier, daß die so in den Fühlern erzeugte Bewegung einer einfachen Regel folgt: an den oralen Seiten des Tentakelhohlraums strömt die Flüssigkeit immer basalwärts, während sie an der Außenfläche zur Spitze des Fühlers hin getrieben wird. Man kann die Richtung des Wasserstromes an den mitgeführten Wanderzellen leicht erkennen. Ich habe an zahlreichen intra vitam untersuchten Tentakelkronen keine Ausnahme von dieser Regel gefunden und danach oft bestimmt, ob ich von innen oder außen auf einen Tentakel blickte; im ersteren Fall ist bei hoher Einstellung des Mikroskops allgemeine basalwärts gerichtete Zellenströmung zu sehen, bei tiefer Einstellung die umgekehrte usw. Solche Bestimmungen ließen sich dann leicht verifizieren.

V. Über das Vorkommen pulsierender Peritonealsäckchen (kontraktile Rosetten). Neues vom Mesenterium. Bemerkungen über andere Organe.

Schon in meiner ersten Mitteilung (1906, S. 508—509), in der ich über die Entdeckung eigenartiger Organe berichtete, die sich wahrscheinlich mit den Bildungen identifizieren lassen, die Joh. Müller an tonnenförmigen Larven fand und als »kontraktile Rosetten« bezeichnete, habe ich die Vermutung ausgesprochen, daß diese Organe eine weite Verbreitung haben müßten. Damals hatte ich diese Gebilde bereits bei drei ziemlich weit entfernt stehenden Synaptiden angetroffen, später (1910, S. 328—330) habe ich die weitere Verbreitung an neuen Arten bestätigt. Jetzt kann ich über das Vorkommen derselben bei *Labidoplax buskii*, *Labidoplax thomsonii* und *Leptosynapta girardii*

berichten. Im ganzen sind daher jetzt diese Organe nachgewiesen an folgenden Arten:

Rhabdomolgus ruber,
Leptosynapta minuta,
» *inhaerens*,
» *girardii*[1],
Leptosynapta bergensis,
Labidoplax digitata,
» *thomsonii*,
» *buskii*.

Diese Liste beweist wohl schon zur Genüge, daß es sich in den in Rede stehenden Organen um beachtenswerte, weil weit verbreitete Organe handelt. Trotzdem hat seit meiner Publikation vom Jahre 1906 kein Holothurienforscher über hierher gehörige Funde berichtet, nur Clark (1907, S. 48 und 61) hat eine Beziehung zu den larvalen Ernährungsorganen der *Synaptula hydriformis* vermutet. Von einer Verwandtschaft dieser ektodermalen Organe mit den Peritonealsäckchen kann aber keine Rede sein (vgl. Becher 1910, S. 329). Da die kontraktilen Rosetten vor meinen Beschreibungen fast 50 Jahre vergeblich gesucht (und von Baur 1864, 2, S. 46—47) in Übereinstimmung mit Joh. Müllers erster Ansicht für unvollständige Kalkrädchen erklärt) wurden, so könnte es den Anschein erwecken, als ob die Bildungen schwer festzustellen seien.

Es bedarf jedoch nicht einmal feiner histologischer Methoden, um die Organe nachzuweisen; denn sie lassen sich an lebenden, nicht zu großen Tieren unter dem Kompressorium beobachten und ziemlich leicht finden, wenn man sie einmal gesehen hat. Auch bei *Labidoplax buskii*

[1] Ungleich Clark (1907, S. 88—89) halte ich *L. girardii* für eine von *L. inhaerens* verschiedene Art. Östergren (1905, S. CLIII—CLIV) hat sich gleichfalls für ihre Selbständigkeit ausgesprochen. Bei meinen *girardii*-Exemplaren, die ich Herrn Geheimrat Ludwig verdanke (der sie von Clark selbst erhielt), finden sich neben den zahlreichen kleinen einige Riesen-Wimperurnen. Clark gibt (1907, S. 57) an, daß diese Verschiedenheit bei *L. inhaerens* aufträte. Bei der europäischen *L. inhaerens* ist das jedoch nie gesehen worden. Es scheint mir ein anatomisches Unterscheidungsmerkmal zu sein. — Ferner besitzt *L. girardii* dickere, über die Haut als starke Knoten vorragende Tastpapillen und endlich zeigt mir eine Querschnittserie, daß der Geschlechtskanal nicht nahe der Spitze des rechten dorsalen Fühlers, sondern auf einer basalen von jenem Fühler links abgehenden Papille nach außen mündet. Das alles müßte an zahlreicheren Exemplaren geprüft werden; doch macht es mir auch so schon die Selbständigkeit von *L. girardii* sehr wahrscheinlich.

habe ich die Säckchen auf diesem Wege entdeckt und ihre Kontraktionen beobachtet.

In meiner *Rhabdomolgus*-Arbeit habe ich diese Organe histologisch untersucht und gefunden, daß sie Bildungen des Cölomepithels sind und Muskelfasern enthalten. Joh. Müller und Thompson (1862) irrten, wenn sie die Rosetten mit Quatrefages' Spiracula zusammenbrachten. Wenigstens haben die von mir beschriebenen Organe nichts mit Poren durch die Körperwand zu tun. Baur hat diese Gebilde meiner Meinung nach sicher nicht gesehen.

Auch an Schnitten habe ich bei *L. buskii* die Rosetten leicht finden können (vgl. Tafelfig. 8). Sie sind genau so gebaut wie bei *Rhabdomolgus* und bei den andern darauf untersuchten Arten (vgl. 1910, S. 328 ff.), d. h. sie bestehen aus einer Vorwölbung des Cölomepithels in die Leibeshöhle. Diese Wölbung wird von Muskelfasern in radiärer Richtung durchsetzt, die sich in der Mitte des Säckchens kreuzen und so das Centrum der »Rosette« bilden. Hier kann eine genaue Beschreibung unterlassen werden; denn sie würde sich vollständig mit meiner früheren Schilderung decken (1907, S. 633—638 und tab. 33, Fig. 15—18; tab. 34, Fig. 25, tab. 35, Fig. 34 und Textfig. 7)

Auch die Stellung der pulsierenden Peritonealsäckchen ist bei *L. buskii*, bei *L. thomsonii* und *Leptosynapta girardii* genau so wie bei den früher beschriebenen Arten. Sie sitzen in der vordersten Region der Leibeshöhle, dort, wo sich dieselbe zwischen Kalkring bzw. Fühlerampullenanlagen und der Körperwand etwas weiter nach vorn zieht. Dort befinden sich die Säckchen sowohl an der Körper- wie auch besonders zahlreich an der Kalkringseite. Die Zahl der Rosetten ist beträchtlich, wenn auch bei *L. buskii* etwas geringer als bei größeren Arten.

Im folgenden sollen in möglichster Kürze und ohne Diskussion der Literatur noch einige Beobachtungen über verschiedene Organe mitgeteilt werden, die das Gesamtbild von *L. buskii* vervollständigen mögen.

Die Körperwand

trägt außer den besprochenen Sinnesknospen auch noch zahlreiche drüsenführende Tastpapillen, die in großer Zahl gleichmäßig über den Körper verteilt sind und auch auf den Tentakeln vorkommen (gewöhnlich stehen einige auf der Außenseite).

Die Körperwand besteht aus den typischen Schichten. Auf das äußere mit Cuticula versehene Epithel folgt das Bindegewebe, das bei dieser Art ziemlich deutlich in eine äußere dünne und eine innere dich-

tere Schicht zerfällt, die sich auch über die Radiärnerven wegzieht. Ganz außen liegt ein schöner Nervenplexus, der aus Nervenzellen und langen, sie verbindenden Fasern besteht. Die mehr nach innen gelegenen stärksten Fasern des Coriums laufen schräg und zwar in zwei Hauptrichtungen mit gleicher aber entgegengesetzter Neigung zur Längsachse. Muskelfarbstoffe wie Pikrinsäure gehen in die dichtere Bindegewebslage stärker als in die dünnere Schicht, in der die Anker und Platten gebildet werden. Das kalkbildende Plasma (in Tafelfig. 3 zu sehen) der Anker-Plattencyncytien färbt sich besonders intensiv in Bindegewebsfarbstoffen, z. B. Hämalaun; das gilt vor allem von den Plasmasträngen, die von den Spitzen der Anker zur Handhabe ziehen. In der Nähe der zwei Spitzen färben sich diese Stränge ganz dunkel.

Die radiären Nervenstämme bestehen deutlich aus den zwei »Bändern«, von denen das »äußere Band« seine Kerne in zwei seitlichen »Zellsäulen« (Tafelfig. 3) angehäuft zeigt.

Unter dem Nerven geht die Ringmuskularis mit ihren Fasern durch, die einzeln (von schmalen Zwischenräumen getrennt) in einschichtiger Lage unter dem flachen aber deutlichen Cölomepithel laufen (Tafelfig. 3 und 9).

Die Radiärmuskeln sind ungeteilt, sie weisen den normalen Bau auf (Tafelfig. 3 und 9).

Zwischen Ringmuskularis und äußerem Epithel liegen zahlreiche, große bräunliche Massen; sie scheinen aus Wanderzellen verschmolzene und mit Excretionsprodukten beladene Syncytien darzustellen. In jedem dieser runden Körper liegen zahlreiche Kerne (siehe Tafelfig. 9).

Am Cölomepithel fehlen, wie Östergren mit Recht betont (1905, S. CLVII), die Wimperurnen, wenigstens habe ich diese Organe auf Total- und Schnittpräparaten hier ebenso wenig gesehen wie bei *Rhabdomolgus ruber.*

Vom Cölomepithel der Leibeshöhle gehen die Cloakendilatatoren und die Mesenterien aus. Die Mesenterien sind in der Nähe der Körperwand und des Darmes häufig unterbrochen und sitzen hier oft nur mit einer Reihe von dünnen Strängen an.

Histologisch bestehen die Mesenterien aus einer Bindegewebslage, die auf beiden Seiten von Cölomepithel besetzt ist. Dem Cölomepithel liegen von innen Muskelfasern an. Sie sind in der Nähe des Darmes etwas reichlicher als sonst. Alle Muskelfasern verlaufen längs, doch etwas schräg und zwar in zwei Richtungen, so daß sich die Fasern unter spitzem Winkel kreuzen. Merkwürdigerweise fand ich auch hier wie bei *inhaerens* (1910, S. 347) im I. und III. Mesenterium die meisten

und dicksten Muskelfasern an der rechten Seite[1], beim II. d. h. aufsteigenden Mesenterium dagegen an der linken Seite. Das Verhalten des II. Mesenteriums erklärt sich durch seine Lage und die ursprüngliche Einheitlichkeit des ganzen Mesenteriums.

Die Mesenterien tragen den Darm und bestimmen so durch ihre Anordnung seine Stellung und Windung. Wir haben ein dorsales Mesenterium, das vom Geschlechtsschlauch und Steinkanal ausgeht, in der Mitte des mittleren dorsalen Interradius ansitzt, und den I. absteigenden Darmschenkel trägt. Das zweite große Mesenterium liegt im linken dorsalen Interradius und trägt den zweiten (aufsteigenden) Darmschenkel, der dritte (II. absteigende) Darmteil wird endlich von einem Mesenterium des rechten ventralen Interradius getragen. Die Anordnung der Mesenterien ist also die für die Holothurien normale. Das II. bzw. III. Mesenterium liegen dem linken dorsalen bzw. dem mittleren ventralen Radius etwas näher. Bei andern Formen kann diese Verringerung der Darmdrehung bekanntlich noch weiter gehen. Die Ansatzlinie des I. Mesenteriums ist gleichfalls etwas in demselben Sinne verschoben, also dem rechten dorsalen Radius zu gerückt (Tafelfig. 2 u. 3), sodaß man hier eine Gesetzmäßigkeit von weiterer morphologischer Bedeutung vermuten darf. Die Mesenterien können sich über die Stelle, an der der Darm den betreffenden Interradius verläßt, in ihrem alten Lauf fortsetzen; I. und II. Mesenterium gehen wie die entsprechenden Darmschenkel in einander über, ihre gemeinsame Wandansatzlinie liegt aber ziemlich weit hinter der Darmschlinge. Das II. und III. Mesenterium setzen sich nach vorn zu fort, wobei sie freilich bald zu ganz niedrigen Fältchen werden (Tafelfig. 3). Noch weiter nach vorn erhöhen sich dieselben aber wieder schnell, rücken aufeinander zu und vereinigen sich zu einem die Leibeshöhle (vom l. d. J. zum r. v. J.) durchspannenden (dünnen und regelmäßig durchlochten) Septum, das erst zwischen Kalkring und Körperwand dem Cölomepithel ansitzt (Tafelfig. 7 u. 8). (Vgl. über Mesenterium die Zusammenstellung von Ludwig 1889—92, S. 162 bis 164 und 155—160.)

In der Histologie des Darmrohres zeigt *L. buskii* große Übereinstimmung mit *Rhabdomolgus ruber*. Auf die Schilderung der betreffenden Verhältnisse bei dieser Art (Becher 1907, S. 607 ff.) sei daher verwiesen. Insbesondere mag erwähnt werden, daß der Darm zwar keinen

[1] Gilt auch für *L. girardii* und *L. minuta*, wahrscheinlich auch für *Polycheira rufescens*, von der Ludwig (1889—92, S. 163) wenigstens einseitige Mesent.-Muskulatur angibt.

Muskelmagen (vgl. Östergren 1905, S. CLVII) besitzt, wohl aber jene Erweiterung mit dünner Wand, die ich bei *Rhabdomolgus* als Magen bezeichnet habe (1907, S. 608). Außen haben wir am Darm Cölomepithel, dann folgt eine einreihige Lage von Längs- und dann eine dünne Ringmuskularis. Eine äußere Bindegewebslage ist nicht oder jedenfalls nur äußerst schwach ausgebildet. In der größeren mittleren Darmpartie wird auch die Muskulatur äußerst dünn. Inneres Bindegewebe ist überall vorhanden, wenn auch im I. Darmschenkel hinter dem Magen sehr spärlich. Das innere Epithel hat erst im Schlund ectodermalen Charakter, dann treten wie bei *Rhabdomolgus* (l. c. S. 614) Drüsen hinzu. Der Magen ist durch sein sehr niedriges eigenartiges Epithel scharf abgesetzt. Hinten geht dasselbe jedoch allmählich in das hohe drüsige Mitteldarmepithel (Tafelfig. 3) über, um dann in dem aufsteigenden Darmast niedriger und längsfaltiger zu werden und im Enddarm schließlich wieder ectodermalen, Epidermis-artigen Charakter anzunehmen. Auch die Muskulatur wird nach hinten zu wieder deutlicher.

Das Bindegewebe des Darmes ist etwas lacunär, es kommuniziert mit der mesenterialen und antimesenterialen Blutlacune. Erstere, die in typischer Weise links vom Mesenterium (also an der muskelärmeren Seite!) liegt, hat dünne, letztere sehr kräftige Längsmuskelfasern. Die Muskelfasern des dorsalen Gefäßes entsprechen der Mesenteriummuskulatur, diejenigen der ventralen Lacune bilden die Fortsetzung der (äußeren) Längsmuskulatur des Darmes, die dem Cölomepithel direkt anliegt. Die ventrale Lacune ist ja nichts andres als eine Aussackung dieses Epithels. Diese Lacune zeigt auch am Mitteldarm ihre Muskulatur (wenn auch schwächer) ziemlich deutlich (vgl. Becher 1907, S. 613).

Östergren (1905, S. CLVII) hat eine Querlacune angegeben, die den ersten und zweiten Darmschenkel verbindet. Sie ist in der Tat vorhanden und geht vom oberen Teil des zweiten Schenkels in aufsteigendem Verlauf zum I. Darmschenkel. Dieses Quergefäß verbindet die antimesenterialen Lakunen der genannten Darmteile; es weist eine spärliche Längsmuskulatur auf.

Vom Vorderende mögen auch noch einige Bemerkungen Platz finden.

Die Fühler,

deren Zahl, Anordnung, Sinnesorgane und Wasserströmung bereits besprochen wurden, sind histologisch typisch gebaut. Außen finden wir ein Epidermisepithel, das an den drei Spitzen hoch und drüsenreich ist (Tafelfig. 6). Darunter folgt eine Bindegewebsschicht, dann ein

cylinderförmiger Nervenplexus, der in der Innenseite zu einem dickeren Band, dem »Fühlernerv« anschwillt (Tafelfig. 10). Die Kerne liegen an der einen, nämlich der dem Tentakelgefäß abgekehrten Seite des Nerven. Das Fühlergefäß zeigt sehr starke Muskulatur, besonders an der Außenseite des Fühlers (Tafelfig. 7, 8 und 10). Die Fasern liegen in mehreren Lagen, die größeren mehr central; alle haben ungefähr die Form eines Bandes, dessen schmale Seite dem Centrum des Hohlraums zuweist (Tafelfig. 10). Innen folgt endlich das innere Epithel. Der Hohlraum der seitlichen Finger mündet nicht mit ganzer Breite in den Fühler, wird vielmehr durch eine muskulöse Doppelepithelfalte eingeengt (Tafelfig. 10). Diese Falte bildet eine Art Ventil, das dem Fingerchen relative Selbständigkeit der Bewegungen ermöglicht. — Hinter dem Fühlerkranz findet man um den Körper oft einen aus Schlamm und Sandkörnchen zusammengeklebten lockeren Steinring.

Die Munddecke

enthält den Ringnerven, der nichts Bemerkenswertes zeigt, und aus ihm hervortretend jene zusammenhängende basale Nervenlage, die ich früher mehrfach (1907, S. 588 und 1910, S. 335) geschildert und abgebildet (1910, tab. 22, Fig. 16) habe. Diese, wie auch hier nochmals betont werden soll, einheitliche Nervenmasse entspringt an der Basalseite des Nervenringes, sie tritt am Mund in die Darmwand ein und versorgt dessen Nervensystem, das der Muskulatur im Ösophagus deutlich innen anliegt, nach hinten zu aber dünn und unsichtbar wird, so daß wir es oben nicht erwähnt haben.

Der Kalkring

besteht, wie bekannt, aus fünf durchbohrten Radial- und sechs nicht durchlochten Interradialgliedern, sie wechseln mit den Fühlern ab (Tafelfig. 6); das überzählige Interradialglied liegt im mittleren dorsalen Interradius. Schräg von innen gesehen nehmen sich die Kalkringglieder ungefähr so aus wie bei *Leptosynapta bergensis* (vgl. BECHER 1910, tab. 22, Fig. 6). Alle Glieder besitzen stumpfe Spitzen in der Mitte des Vorderrandes, hinten entsprechende Buchten. Genau von oben sieht man, daß die Glieder an ein Kreuz erinnern, das auf einer Grundplatte liegt: . Durch Nebeneinanderliegen dieser Formen entstehen die typischen Sättel, auf denen die Fühler reiten (Tafelfig. 7). Sie werden dadurch bekanntlich in das Rudiment der Fühlerampulle (außen) und einen Vorhof zu den Fühlerventilen (innen) gespalten. Die auf dem Kalkring aufsitzende Fläche entbehrt der Muskulatur,

die damit in einen äußeren und zwei innere Stränge zerlegt wird. Die Trennung der vorderen Stränge hängt mit dem Auftreten der Fühlerklappe in der Mitte zusammen. Diese Klappe hat den typischen Bau (vgl. Tafelfig. 7 mit meiner schematischen Figur in 1907, S. 645 Textfig. 11). Von den Klappen und Fühlerkanälen gehen 22 Bänder zu dem Ösophagus (Tafelfig. 7).

Die Grundsubstanz des Kalkringgewebes scheint mir ein großes Syncytium darzustellen, das von dem Kalkgerüst durchsetzt wird. Innerhalb der Plasmastränge des Syncytiums laufen Fasern, die an der Grenze der einzelnen Kalkringglieder in den Vordergrund treten und die gelenkige Verbindung der Stücke gewährleisten (Tafelfig. 7 und 8).

Dicht hinter dem Austritt der Radiärnerven aus den Kalkringgliedern liegen die Statocysten (Tafelfig. 7). Sie weisen den typischen Aufbau aus einem einschichtigen kubischen Epithel auf. Im Innern flottieren mehrere ungefähr gleich große »Inhaltszellen«, d. h. (von einem kugeligen Einschluß) stark aufgetriebene freie Zellen mit plattem Kern.

Der Wassergefäßring zeigt seine drei Schichten und nur eine sehr spärliche, innere (d. h. mit dem Hydrocölepithel zusammenhängende) Ringmuskulatur. Die etwa im linken ventralen Radius ansitzende (vgl. dazu Becher 1908, S. 13, Fig. 2) Polische Blase zeigt dagegen eine sehr kräftige innere Ringmuscularis.

Der Steinkanal mündet von unten-innen in den Wassergefäßring und zeigt die bekannte verschiedene Höhe an seinen Zellen. Sie ist an der dem Mesenterium zugekehrten konkaven Seite seines Bogens bedeutend geringer. Die Zellen tragen auf deutlichen Basalkörnern lange Wimpern. Daß die längsten Wimpern und Zellen am Konvexrand stehen, ergibt eine weit längere, wirksamere Wimperfläche als bei umgekehrter Anordnung. Daher vielleicht diese Differenzierung.

Das innere Epithel ist von Kalkgewebe umgeben, und zwar innen in dickerer Schicht als außen. Die einfache Öffnung des Steinkanals liegt unmittelbar unter dem Kalkring am inneren freien (d. h. nicht bis zum Darm gehenden) Ende des Mesenteriumursprungs. In seinem ganzen mittleren Teil liegt der Steinkanal mit seiner Krümmung deutlich nach links vom (etwas rechts laufenden!) Mesenterium (während die Mündung fast etwas nach rechts zu weisen scheint).

Geschlechtsorgane.

Im Anfangsteil des Mesenteriums läuft ferner der Ausführungsgang der Geschlechtsprodukte. Die inneren Zellen desselben tragen

auf Basalkörnern Wimpern, die weit kürzer sind als die des Steinkanals. Der Genitalgang mündet dorsal in Höhe des Nervenringes zwischen den Tentakeln nach außen.

Es ist von Interesse, daß die Geschlechtsöffnung und der Ausführungsgang etwas nach rechts verschoben sind; von den drei Tentakeln des mittleren dorsalen Interradius liegen nämlich zwei links und nur einer rechts vom Geschlechtskanal (siehe Tafelfig. 7). Hier muß daran erinnert werden, daß ich auch bei *Leptosynapta bergensis* und *inhaerens* den Geschlechtskanal nach rechts verschoben[1] fand, er bohrt sich dort nämlich in den rechten dorsalen Fühler und mündet nahe dessen Spitze (vgl. 1910, S. 325 ff.). Die Verschiebung nach rechts kann also nicht in dem Vorhandensein des elften Fühlers im mittleren dorsalen Interradius bei *Labidoplax buskii* ihren eigentlichen Grund haben — obwohl die Sache dadurch natürlich so eklatant wird. Nun ist das dorsale Mesenterium vorne etwas nach rechts verschoben; vielleicht ist diese Verschiebung das Primäre, das dann die Kanalverschiebung nach sich zog.

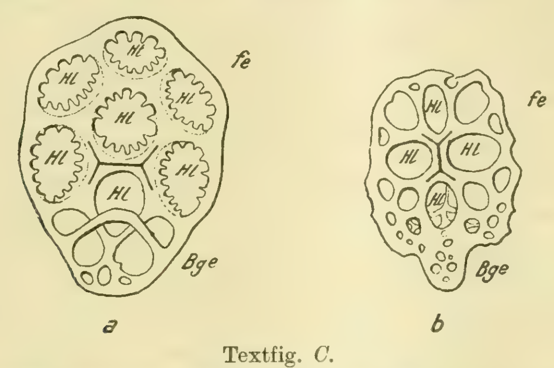
Wie bereits Östergren angegeben hat (1905, S. CLVII), besitzt *L. buskii* nur zwei Geschlechtsschläuche, je einen auf jeder Seite des Mesenteriums — also genau so wie *L. minuta*. Ihre Verzweigungsstelle, die »Genitalbasis«, liegt unmittelbar hinter dem Kalkring. Die Schläuche bestehen aus Cölomepithel, aus nebeneinanderliegenden Längsmuskelfasern an dessen Innenfläche, ferner aus lacunärem Bindegewebe und aus dem inneren Epithel. Letzteres springt nach innen in Falten vor, es produziert Samen und Eier. Letztere sind ziemlich groß, haben in dem Epithel selbst keinen Platz und drängen sich so in die Lacune. Das Innenepithel wird dadurch vorgeschoben und umgibt die dem Lumen zugekehrte Seite der Eizellen mit einem Follikel, dessen Zellen sich abplatten, flache Kerne bekommen usw. (vgl. Tafelfig. 3).

VI. Zum Verständnis der Kalkkörperform. Bemerkungen zur Systematik.

Der Umriß der Ankerplatten der Synaptiden ist meist ungefähr eiförmig: das breitere »freie Ende« der Platte geht allmählich in das spitzere »Bügelende« über. Von dieser Regel weichen jedoch eine Reihe von Formen auffallend ab, indem sich das spitze Ende ganz plötzlich von dem freien Ende absetzt, so daß die ganze Platte nach Ludwigs treffendem Vergleich das Aussehen eines Handspiegels bekommt (vgl. Textfig. *C a* und *b*). Östergren hat diese Eigentümlichkeit systema-

[1] Dies scheint (weniger deutlich) auch von *Leptosynapta girardii* zu gelten.

tisch verwertet und die Arten mit solchen Handspiegelplatten in der Gattung *Labidoplax* zusammengefaßt. Nun findet man, wie auch ÖSTERGREN (1898, S. 115) nicht entgangen ist, bei den Ankerplatten dieser Gruppe, daß »der Plattengriff schwach nach aussen gebogen« ist. Dies gilt nicht nur für *Labidoplax digitata* und ihre Verwandten (*incerta, thomsonii*), sondern auch für *Labidoplax buskii* und wahrscheinlich auch für *media*, obwohl in ÖSTERGRENS Beschreibung dieser Art darauf nicht hingewiesen wird. Man könnte diesen kleinen Zug auch als sehr nebensächlich ansehen. In Wahrheit wirft er aber ein interessantes Licht auf den Bau der *Labidoplax*-Platten, und so soll er uns noch etwas beschäftigen. Zuvor muß indessen daran erinnert werden, daß



Textfig. *C*.

Zeigt zwei verschiedene Plattentypen: *a* gewöhnliche, *b* Handspiegelform ohne Bügel = *Labidoplax* Typus (*thomsonii*). Eingezeichnete Primärkreuze geben die Lage des Ausgangsbalkens an, die bei den abgebildeten Figuren verschieden ist. (Nach BECHER 1911, Fig. *D*). 180/1.

die Ankerplatten von *Labidoplax*-Arten auch eines richtigen Bügels entbehren.

Nun wissen wir seit ÖSTERGRENS mehrfach zitierter Abhandlung über die Funktion der ankerförmigen Kalkkörper (1897), daß der Bügel eine nicht unwesentliche Bedeutung bei dem eigenartigen, oben kurz geschilderten Spiel des Ankers auf der Platte besitzt. Der Wulst der Ankerhandhabe ist gegen diesen Bügel angelehnt und bewegt sich so — mit seinem Ende auf der Plattenspitze ruhend — an dem Bügelende wie in einem Gelenk. Der von LUDWIG (1889—1892, S. 37) und ÖSTERGREN (1897, S. 150) vorgeschlagene Name »Gelenkende« (statt Bügelende) ist also sehr treffend und wegen des nicht seltenen Fehlens des Bügels sogar in mancher Hinsicht vorzuziehen.

Machen wir uns nun zuerst klar, daß die Handspiegelform der *Labidoplax*-Platte mit dem Fehlen des Bügels zusammenhängt. Betrachten wir eine möglichst regelmäßige Synaptidenplatte

(Textfig. *C*), so finden wir, daß von den sieben Hauptlöchern des freien Endes eins dem Gelenkende am meisten genähert ist. Wir wollen es mit ÖSTERGREN (1897, S. 150) als das »Grenzloch« bezeichnen. Von den dieses Grenzloch nach dem spitzen Plattenende abgrenzenden Kalkbalken geht nach beiden Seiten die Entwicklung des Bügels aus. Im fertigen Zustande endigt der Bügel außen auf jenen Balken, die den allmählichen Übergang vom freien Ende zum Bügelende herstellten. Diese Balken haben offenbar die Aufgabe, der peripheren Bügelstütze als Fundament zu dienen. Wird der Bügel rudimentär, so fallen zu allererst jene Fundamentbalken weg. Bei *L. minuta* habe ich diesen Rückbildungsprozeß sozusagen in statu nascendi beobachtet (1906, S. 506; 1910, S. 354 und tab. 21, Fig. 10—12). Zuerst kommen die der Plattenspitze nächsten Teile in Wegfall. Sogar bei *Leptosynapta bergensis*, bei der der Bügel der Platte sehr flach aufliegt und sich nicht hoch erhebt, kann die Verbindung an dieser Stelle recht dünn sein oder gar fehlen (vgl. z. B. 1911, S. 30, Textfig. *F b*). Mit dem Fortfallen des Fundamentbalkens nimmt aber die Platte die Handspiegelform an.

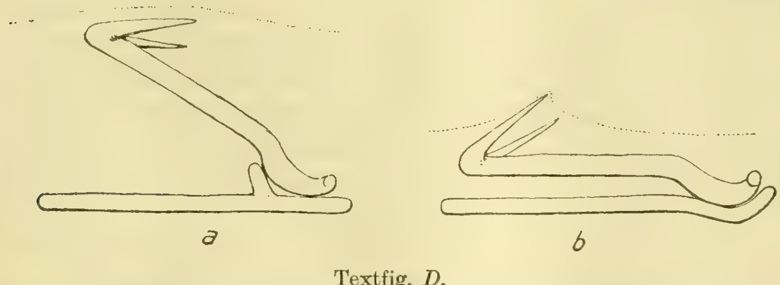
Nun entsteht die Frage: wie kann der Bügel bei den *Labidoplax*-Arten ohne Schädigung der Ankerfunktion entbehrt werden?

Darauf ist zu antworten: durch die oben schon erwähnte Krümmung des »Handgriffs«. Der Anker besitzt in seinem Wulst eine Art Gelenkkopf. Die Krümmung des Handgriffes ist sozusagen die Pfanne für diesen Gelenkkopf, und so wird die Gleiteinrichtung mit dem Bügel überflüssig. Unsre Mikrophotographie einer etwas schrägliegenden Platte erläutert das (Tafelfig. 11). Man erkennt deutlich die Aufbiegung des Handgriffes. Der Anker erhebt sich schräg gegen die Platte; wenn er sich bei Spannung der Haut senkt, so gleitet die Handhabe noch mehr nach dem Ende des Handgriffes hin. Vielleicht stemmt sich bei manchen Formen das Ende der Handhabe auch etwas gegen das aufgekrümmte Griffende an (Textfig. *D*, *b*).

Aus alledem geht hervor, daß Handspiegelform, Mangel des Bügels und Aufkrümmung des Handgriffs die verschiedenen Seiten eines Funktionswechsels darstellen und eine einheitliche Erklärung finden. Es bestehen zwei (physiologische) Plattentypen (Textfig. *D*), derjenige mit Bügelgelenk und der mit Handgriffkrümmungsgelenk.

Sozusagen als Probe auf diese Deutung habe ich die Platten von *L. minuta* nachuntersucht und gefunden, daß hier, wo die Handspiegelform in Bildung begriffen scheint, in der Tat auch schon eine unverkennbare Krümmung des Gelenkendes der Platte wahrzunehmen ist.

Wir kommen damit hier auf den Gedanken zurück, daß auch die Platten von *Labidoplax buskii* und *media* nach Art des für *minuta* einigermaßen zu verfolgenden Prozesses entstanden sein müßten. Und ich glaube wirklich, daß es sich so verhält. Man kann das noch durch eine weitere Kleinigkeit wahrscheinlich machen. Das Grenzloch von *L. buskii* ist geteilt und sein größerer Teil von der Gelenkseite her stark eingeengt, so daß es halb- bis sichelmondförmig wird. Der Balken, der diese Einengung bewirkt, kann nicht lediglich der einfache Lochrand sein, sein vorspringender Lauf, seine Dicke und der Vergleich mit typischeren Platten sprechen vielmehr, wie ÖSERGREN selbst angegeben hat (1898, S. 116), dafür, daß hier ein Rudiment des Bügels erhalten blieb, das als Verstärkung der Platte persistieren konnte, während die distalen Teile des Bügelapparates in Wegfall kamen.



Textfig. *D.*

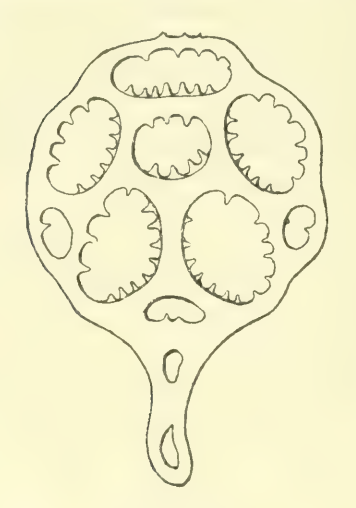
Schema der zwei Typen von Anker-Ankerplattengelenken: *a* gewöhnlicher Typus mit Bügelgelenk; *b Labidoplax*-Typus mit gekrümmtem Plattenhandgriff. In *a* ist der Anker aufgerichtet gezeichnet, in *b* niedergedrückt, also in der Stellung, in der er das Kletten bewirkt.

Damit wäre die Zurückführung der *buskii*-Platte auf eine Platte vom *minuta*- und *Leptosynapta*-Typus bis ins einzelne durchgeführt. Die von mir schon 1906 (S. 506—507) betonten engen Beziehungen der genannten Arten gestalten sich noch inniger.

Bei den übrigen *Labidoplax*-Arten ist die Entstehungsgeschichte nicht so klar; der ganz andre Plattentypus weist am ehesten zu einigen Formen von *Protankyra* hinüber. Jedenfalls muß man sagen, daß trotz der einheitlichen Deutung der Handspiegelform, die wir zu geben versuchten, eine einheitliche Herkunft jener Platten doch sehr fraglich bleibt. Wenn man die Verschiedenheit des Plattentypus bedenkt, so muß man, glaube ich, in den Handgriffbildungen Endstufen (zweier?) konvergenter Bildungsrichtungen sehen. Es war wahrscheinlich kein gemeinsam ererbter alter morphologischer Charakter, sondern ein durch gleiche Funktion aufgeprägter Zug der Plattengestalt, den der erfolg-

reiche Deuter dunkler physiologisch-biologischer Verhältnisse seiner Gattung *Labidoplax* zugrunde legte.

Auf der andern Seite muß ich gestehen, daß das von mir 1910 besonders betonte Argument für eine Trennung der *buskii-media* von der *digitata-dubia-thomsonii*-Artengruppe eine Abschwächung erfahren hat. Bei der ersteren Gruppe wird die Platte durch ein senkrecht zum Anker liegendes Stäbchen, bei der zweiten durch einen dem Schaft parallelen Primärbalken angelegt. Ich habe selbst (1911, S. 42 ff., Textfig. *K*, S. 51 ff. und Textfig. *M*) ausführlich dargetan, daß von jener für den Plattentypus wirklich grundlegenden regelmäßigen Verschiedenheit bei beiden Plattentypen Ausnahmen vorkommen. Das gilt nicht nur für *L. thomsonii* (vgl. l. c.), sondern z. B. auch für *L. buskii*. Textfig. *E* stellt z. B. eine solche Platte mit um 90° gedrehtem Ausgangsstäbchen dar. Doch sind solche Anomalitäten bei *L. buskii* doch recht selten.



Textfig. *E*.
Anormale Ankerplatte von *Labidoplax buskii*, die von einem dem Anker parallelen Primärstäbchen ihren Ausgang genommen hat. Mit dem Zeichenapparat entworfen. ZEISS, Apochr. 4 mm. Komp.-Ocul. 6. 540/1.

Für eine nähere Verwandtschaft der *buskii-media*-Gruppe mit den andern Arten spricht die Fühlerform von *media*, bei der sich zwei seitliche Fingerchen an jedem Fühler finden, während ein terminaler Finger fehlt oder (selten) rudimentär ist. Das erinnert an *L. digitata* (vgl. ÖSTERGREN 1905, S. CLIX). Ferner teilte mir Herr Dr. ÖSTERGREN mit, daß sich, wie Herr Prof. THÉEL und er selbst fanden, und wie auch mir gezeigt wurde, manchmal Auriculariarädchen am Hinterende von (ausgewachsenen) Exemplaren erhalten, was gleichfalls an *L. digitata* erinnert (vgl. BAUR 1864, 2, S. 46). Doch beweist dieser letztere Fund natürlich nichts Bestimmtes, da wir nicht wissen, wie weit Auriculariarädchen bei Larven verbreitet sind.

Auf der andern Seite spricht das Vorkommen der Sinnesknospen auf der Körperwand wieder für eine nähere Verwandtschaft mit *L. minuta* und gegen eine Beziehung zur *digitata*-Gruppe; denn sowohl bei *digitata* als auch bei *thomsonii* suchte ich auf dem Körper vergeblich nach jenen Organen. Auch der Mangel eines Muskelmagens bei *buskii*

und *media* (vgl. Östergren 1905, S. CLVII und CLVIII) gegenüber ihrem Vorhandensein bei *digitata* und *thomsonii* (siehe z. B. Hamann 1884, S. 46) muß genannt werden.

Eine Vereinigung der *digitata*-Gruppe mit *Protankyra* ist trotz der Beziehungen in der Primärkreuzlage der Platte und anderem (große Lochzahl usw.) auch nicht sehr ratsam; denn die Unterschiede im Besitz oder Fehlen eines Bügels, die geographische Verbreitung (die *Protankyra*-Arten sind fast ganz tropisch und viele, wenn auch nicht alle, leben in der Tiefsee) würden damit nicht zu ihrem Recht kommen.

Anderseits werden auch bei Zusammenstellung der *buskii*- mit der *digitata*-Gruppe auffallende Unterschiede unterdrückt, trotz der auch hier vorhandenen Beziehungen. So scheint mir auch jetzt noch die Trennung der leicht zu unterscheidenden Arten-Gruppen in zwei Gattungen das beste. Da ich jedoch noch mehr Material zu sammeln gedenke, so mag mit der Durchführung solcher systematischer Neuerungen einstweilen noch gewartet werden. *Leptosynapta minuta* würde ich ohne Bedenken zu *Labidoplax* führen, wenn nicht das Vorhandensein von Wimperurnen diese Form etwas abgrenzte. Auch diese Art mag daher einstweilen in ihrer vorläufigen Stellung bleiben.

Gießen, im Dezember 1911.

Verzeichnis der erwähnten Schriften.

1905. Ph. Barthels, Notiz über die Excretion der Holothurien. In: Zool. Anz. 18. Jahrg. S. 493—494.

1864. A. Baur, Beiträge zur Naturgeschichte der Synapta digitata. 1. Abh.: Zur Anatomie der Synapta digitata. S. 1—51. — 2. Abh.: Metamorphose und Entwickelung der Synapta digitata, S. 1—60. — 3. Die Eingeweideschnecke (Helicosyrinx parasita) in der Leibeshöhle der Synapta digitata, S. 1—119.zusammen mit 8 Tab.: In: Verhandl. Kais. Leop. Carol. deutsch. Akad. Naturf. Vol. XXXI. 1864.

1906. S. Becher, Über Synapta minuta n. sp. eine brutpflegende Synaptide der Nordsee und über die contractilen Rosetten der Holothurien. In: Zool. Anz. Bd. XXX. S. 505—509 und 3 Textfiguren.

1907. — Rhabdomolgus ruber Keferstein und die Stammform der Holothurien. In: Zeitschr. f. wiss. Zool. Vol. LXXXVIII. S. 545—689. Taf. XXXII bis XXXVI und 12 Textfiguren.

1908. — Die Stammesgeschichte der Seewalzen. In: Fortschr. Ergebn. Zoolog. Bd. I. 1909. S. 403—490 und 12 Textfiguren. Auch Habilitat.-Schrift, Gießen 1908. S. 1—88.

1910. — Beiträge zur Morphologie und Systematik der Paractinopoden. In: Zool. Jahrb. Abt. Anat. u. Ontog. Bd. XXIX. S. 315—366. Taf. XX bis XXIV und 2 Textfiguren.

1911. S. Becher, Untersuchungen über nichtfunktionelle Correlation in der Bildung selbständiger Skeletelemente und das Problem der Gestaltbildung in einheitlichen Protoplasmamassen. In: Zool. Jahrb., Abt. Allgem. Zool. usw. Bd. XXXI. S. 1—188 und 64 Textfiguren.

1898. H. L. Clark, Synapta vivipara: a contribution to the morphology of echinoderms. In: Mem. Boston Soc. nat. hist. Vol. V. p. 53—88. tab. XI—XV.

1899. — The Synaptas of the New England Coast. In: Bull. U. S. Fish Comm. Vol. XIX. p. 21—31 und tab. X u. XI.

1901. — The Holothurians of the Pacific Coast of North America. In: Zool. Anz. Bd. XXIV. S. 162—171 und 14 Textfiguren.

1907. — The apodous Holothurians, a monograph of the Synaptidae and Molpadiidae, including a report on the representatives of these families in the collections of the United States National Museum. In: Smithsonian Contrib. to knowl. Vol. XXXV. p. 1—231 und tab. I—XIII. Washington.

1910. — The development of an apodous Holothurian (Chiridota rotifera), In: Journ. exper. Zool. Vol. IX (W. K. Brooks memorial volume). p. 497—516 und 2 tab.

1902. L. Cuénot, Organes agglutinants et organes cilio-phagocytaires. In: Arch. zool. expér. (3), Vol. X. p. LXXIX—XCVII und 5 Textfiguren.

1883. O. Hamann, Beiträge zur Histologie der Echinodermen. II. Mittheil. 1. Das Nervensystem der pedaten Holothurien (Fortsetzung); 2. Die Cuvierschen Organe; 3. Nervensystem und Sinnesorgane der Apedaten. In: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXIX. S. 309—333. Taf. XX—XXII.

1884. — Beiträge zur Histologie der Echinodermen. Hft. 1. Die Holothurien. IV u. 100 S., 6 Tafeln und 3 Textfiguren. Jena.

1895. E. Hérouard. De l'excrétion chez les Holothuries. In: Bull. soc. zool. France. Tom. XX. p. 161—165 und 2 Textfiguren.

1889—92. H. Ludwig, Die Seewalzen. In: Bronns Klass. u. Ordn. d. Tierreichs. Bd. II. Abt. 3. 1. Buch. VI u. 460 S., 17 Tafeln, 25 Figuren u. 12 Karten im Text. Leipzig.

1898a. — Einige Bemerkungen über die mittelmeerischen Synapta-Arten. In: Zool. Anz. Bd. XXI. S. 1—9.

1898b. — Brutpflege und Entwicklung von Phyllophorus urna Grube. (Vorläufige Mittheilung.) Ibid. S. 95—99.

1850. J. Müller, Anatomische Studien über die Echinodermen. In: Müllers Archiv 1850. S. 117—155 (S. 129—149 über Holothurien). Berichtigung u. Nachtrag dazu. Ibid. S. 225—233.

1852. — Über die Larven und die Metamorphose der Echinodermen. 4. Abhandlung. In: Abhandl. Berl. Akad. Wiss. aus den Jahren 1850 u. 1851.

1897. Hj. Östergren, Über die Function der ankerförmigen Kalkkörper der Seewalzen. In: Zool. Anz. Bd. XX. S. 148—159 und 7 Textfiguren.

1898. — Das System der Synaptiden (Vorläufige Mitteilung). In: Öfversigt Kongl. Vet.-Akad. Förhandl. Jahrg. (für 1898) 1899. S. 111—120 und 9 Textfig.

1905. — Zur Kenntnis der skandinavischen und arktischen Synaptiden. In: Arch. Zool. expér. (4) Vol. III. p. CXXXIII—CLXIV u. 2 Textfiguren.

1842. A. de Quatrefages, Mémoire sur la Synapte de Duvernoy (Synapta Duvernaea A. de Q.), In: Ann. scienc. nat. 2. Sér. Zool. Vol. XVII. p. 19—93 und tab. II—V.

1901. A. Russo, Sulla funzione renale dell' organo genitale delle Olothurie. In: Ricerche Lab. Anat. Rom. Vol. VIII. p. 83—91 und tab. VI.
1895. E. Schultz, Ueber den Prozess der Exkretion bei den Holothurien. In: Biol. Centralbl. Bd. XV. S. 390—398 und 2 Textfiguren.
1887. R. Semon, Beiträge zur Naturgeschichte der Synaptiden des Mittelmeeres. 2. Mittheilung. Anatomisches (Fortsetzung). In: Mitth. Zool. Stat. Neapel. Bd. VII (1886—1887). S. 400—422 und Taf. XV.
1888. — Die Entwickelung der Synapta digitata und ihre Bedeutung für die Phylogenie der Echinodermen. In: Jen. Zeitschr. Naturw. Bd. XXII. (N.F. Bd. XV). S. 175—309. Taf. VI—XII. Auch selbständig erschienen. Jena.
1868. C. Semper, Reisen im Archipel der Philippinen. II. Theil. Wissenschaftliche Resultate. I. Band. Holothurien. Wiesbaden. IV u. 288 S. und 40 Tafeln.
1862. W. Thompson, On the development of Synapta inhaerens. In: Quart. Journ. Microsc. sc. (N. S.) Vol. II. p. 131—146. tab. V u. VI.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XIX.

Alle Figuren sind mikrophotographische Aufnahmen.

Fig. 1. Reihe von gestielten Sinnesknospen auf der Körperwand; man sieht die Spaltform der Öffnung der Knospen. Zwischen den Knospen einige die Haut in Taschen vordrückende Anker. Osmiumsäure. Winkel, Obj. 2. Ocul. 3. 54/1.

Fig. 2. Ausgebreiteter Teil der Körperwand mit zerstreuten Tastpapillen. In der Mitte, ein wenig nach rechts, das mittlere dorsale Mesenterium. Seitlich davon zwei Paar Radien. Nach innen, d. h. dorsalwärts von den äußeren (seitlichen-ventralen) Radien je eine Reihe von Sinnesknospen (ganz dunkele Flecke). In den Radien sieht man breit den Längsmuskel und schmaler den Radiärnerv mit seinen zwei Zellsäulen. Sublimat-Eisessig. Eisenhämatoxylin n. Hansen. Winkel, Obj. 2, Ocul. 1. 35/1.

Fig. 3. Querschnitt durch den vorderen Teil des Körpers. Darm (mit Ventralgefäß) dicht hinter dem Magen; das dorsale, etwas rechts liegende, Mesenterium des Darmes läßt erkennen, daß die zwei Sinnesknospen der Körperwand dorsal neben den seitlichen ventralen Radien liegen. Im l. d. J. kurzer Fortsatz des II. Mesenteriums. Man sieht Längsmuskeln und Längsnerven sowie deren zwei Zellsäulen im äußeren Band. In der Körperwand ist die dichtere Bindegewebsschicht, sowie neben einem ventralen Radius die plasmatisch-bindegewebige Hülle eines Ankers mit Ankerplatte zu erkennen. Im Cölom die Querschnitte der zwei Geschlechtsschläuche mit Keimepithel, großen Eiern und deren Follikeln. Formol-Alkohol. Hämalaun-Eosin. Winkel, Fluoritsyst. 15 mm, Comp.-Ocul. 3. 72/1.

Fig. 4. Sinnesknospe mit ausgestreckten Lippen neben einem Radius auf der Körperwand. Im Inneren des Sinnesorganes die dunklere Einstülpung der Epidermis. Formol-Alkohol. Alauncarmin. Totalpräparat. Winkel, Obj. 4. Ocul. 3. 120/1.

Fig. 5. Ausgebreitetes Hautstück: zwei Interadien von einem etwas kontrahierten Vorderende. In den Interradien liegen die Kalkkörper nur quer, an den Radien kehren sie außerdem die Handhaben-Gelenkseite immer dem Radius zu. Osmiumpräparat. Dunkelfeldbeleuchtung.

Fig. 6. Vorderende mit Fühlerkranz, zeigt die elf Fühler mit je zwei Nebenästchen, das höhere Epithel auf den Spitzen, ferner einige Sinnesknospen; weiter Kalkring, Steinkanal sowie die Radien. Innerhalb vom Kalkring ist der Nervenring ganz schwach angedeutet. Central liegt die Mundöffnung. Formol-Alkohol, Lichtgrün. Winkel, Fluoritsyst. 30 mm. Comp.-Ocul. 2. 22/1.

Fig. 7. Querschnitt (etwas schräg) durch das vordere Körperende in Höhe des Kalkringes. Man sieht drei Radiärnerven bei ihrem Durchtritt durch den Kalkring oder dem Übergang in die Körperwand. Zwischen den drei Radien sieht man einmal zwei, in dem andern Interradius drei Fühler. Deren Hohlraum ist durch das Reiten auf dem Kalkring in das äußere »Rudiment der Fühlerampulle« und den Vorhof zum Fühlerventil geteilt. An dem mittleren Tentakel der drei Fühlergruppe sieht man das Fühlerventil, rechts an der Außenfläche desselben Fühlers den Genitalgang. Es ist also der mittlere dorsale Interradius, in dem die drei Fühler liegen. Am linken dorsalen Radius eine Statocyste. In der Mitte der Oesophagus und 2 Aufhängestränge. An der einen Seite das Septum aus dem II. u. III. Mesenterium. — Sublimat-Eisessig. Eisenhämatoxylin n. Hansen. Wasserblau. Winkel, Fluoritsyst. 15 mm. Comp.-Ocul. 3. 73/1.

Fig. 8. Fünf »contractile Rosetten« am Cölomepithel hinter zwei Fühlerampullen (-Rudimenten), deren Muskulatur stark auffällt. Dazwischen ein vorspringendes Ende vom Kalkring (-Grundgewebe). Gegenüber den »Rosetten« das Mesenterialseptum. Bei der ziemlich schlechten Erhaltung sieht man die Muskelfaserkreuzung in den Peritonealsäckchen kaum. Sublimat-Eisessig. Eisenhämatoxylin n. Hansen. Wasserblau. Winkel, Fluorit-Ölimmers. 1,8 mm. Comp.-Ocul. 3. 610/1.

Fig. 9. Querschnitt durch die Körperwand mit einem Radius. Man sieht die Epidermis, das Bindegewebe mit seiner dickeren inneren Lage, die Ringmuscularis und das Cölomepithel. Im Radius kommen der Radiärnerv und der ungeteilte Radiärmuskel hinzu, der in die Leibeshöhle vorspringt. Neben dem Radiärnerv in der äußeren Cutislage ein mit Granulationen gefülltes vielkerniges Wanderzellensyncytium. An dem anderen Ende weniger deutlich ein zweites. Formol-Alkohol. Hämalaun-Eosin. Winkel, Fluoritsyst. 3,2 mm, Comp.-Ocul. 2. 272/1.

Fig. 10. Querschnitt eines Fühlers an der Ansatzstelle der zwei Seitenäste. Man sieht die klappenartigen muskulösen Falten des inneren Epithels, die die Kommunikation der Wassergefäßhohlräume einengt. An der schmaleren Innenseite des Fühlers: dünnes Außenepithel, Nervenschicht und muskulöse Innenlage, alle durch ganz dünne Bindegewebshäutchen getrennt. Auf der Außenseite ist die Nervenschicht nicht zu sehen; Muskulatur und äußeres Epithel sind hier dicker. Letzteres auf den Nebenästchen besonders hoch. Die einzelnen Muskelfasern haben strichförmigen Querschnitt. Sublimat-Eisessig. Eisenhämatoxylin n. Hansen, Eosin-Wasserblau-Pikrinsäure. Winkel, Fluoritsyst. 4,5 mm. Comp.-Ocul. 2. 183/1.

Fig. 11. Anker und Ankerplatte in der Haut von *Labidoplax buskii*. Die Platte zeigt die Aufbiegung des »Handgriffes«. Darüber die Handhabe des Ankers. Anker und Platte liegen quer, wie die durchscheinenden Ringmuskelfasern zeigen. Der dunkle Strich am Ende des Bildes rührt von einer Querfalte her. Osmiumsäure. Winkel, Fluoritsyst. 4,5. Comp.-Ocul. 2. 183/1.

Über die Brutpflege der Echinodermen in den südpolaren Küstengebieten.

Von

Hjalmar Östergren.

»Was für Gründe mögen gewaltet haben, um in den südpolaren Meeren die Brutpflege in so reicher Fülle zur Ausbildung zu bringen, wie wir sie im Kreise der Echinodermen nirgendwo anders auf der Erde wiederfinden? Einstweilen weiß ich auf diese Frage keine Antwort.«

Hubert Ludwig.

Schon beim ersten Durchgehen der interessanten Übersicht über die Brutpflege bei Echinodermen (1904), wo Ludwig (S. 685) die oben angeführten Worte ausspricht, kam mir der Gedanke, daß die Erklärung des rätselhaften Gegensatzes zwischen den beiden Eismeeren betreffs der Häufigkeit der Brutpflege vielleicht in der verschiedenen Ausdehnung von Flachseegebieten in ihnen zu finden wäre. Ein solcher Gedanke liegt ja in der Tat sehr nahe; ich habe nachher beim Lesen von Pfeffers Übersicht (1890) über die niedere Tierwelt des antarktischen Ufergebietes gefunden, daß er einen ähnlichen Gedankengang vorlegt, wenn es gilt zu erklären, daß die Circumpolarität der antarktischen Litoraltiere nur schwach ausgeprägt ist.

Soweit ich feststellen konnte, ist indessen noch kein Versuch gemacht worden, die Frage der Brutpflege der antarktischen Tiere aus diesem Gesichtspunkt zu erhellen. Überhaupt hat man sich bisher kaum darum gekümmert, eine Erklärung für die Häufigkeit der Brutpflege zu suchen. Und doch muß diese als einer der bemerkenswertesten Züge für die antarktische Küstenfauna angesehen werden.

Vielleicht könnte es richtiger erscheinen, vor Beginn der Erörterung dieser Frage die Bearbeitung der zoologischen Sammlungen abzuwarten, die eine Reihe von Expeditionen in den letzten Jahren vom südlichen Eismeer heimgebracht haben. Doch scheint es mir von Wichtigkeit zu sein, daß eben bei der Bearbeitung dieser Sammlungen

die Frage über die Brutpflege sorgfältig beachtet wird. Und schon jetzt liegt ein so großes Material von Beobachtungen vor, daß es uns zu theoretischen Erwägungen berechtigen dürfte.

Wyville Thomson, der zuerst (1876) die Aufmerksamkeit auf die Häufigkeit der Brutpflege bei den antarktischen Echinodermen lenkte, sagt (S. 56), daß diese bei diesen Tieren die Regel zu sein scheine, die Bildung frei umhertreibender Larven dagegen die Ausnahme (»in these high southern latitudes the formation of such a locomotive zooid is apparently the exception«). Vielleicht könnte man meinen, daß hierin eine große Übertreibung liege, und zur Unterstützung dieser Auffassung Ludwigs Übersicht der brutpflegenden Echinodermen anführen. Dieser zählt 29 antarktische Arten mit Brutpflege auf, aber Pfeffer gibt schon 1890 ungefähr 150 Arten von Echinodermen aus dem antarktischen Ufergebiet an, und seitdem sind viele neue aus diesen Gegenden beschrieben worden.

Indessen läßt sich anderseits die Anzahl durch die strenge Begrenzung bedeutend herabmindern, die ich hier vornehmen zu sollen glaube. Wenn es gilt, die Eigentümlichkeiten der Tierwelt eines gewissen Gebietes zu beleuchten, soll man sich, wie mir scheint, ausschließlich an die Arten halten, die für dies Gebiet charakteristisch sind. Bei Behandlung der antarktischen und subantarktischen Küstenfauna sehe ich deshalb nicht nur von den Tiefseearten ab, die ausschließlich der abyssalen Zone angehören, sondern auch von solchen — sie sind im übrigen nicht zahlreich —, die in andern Meeren eine weitgestreckte Verbreitung in der abyssalen Zone haben, aber im Eismeer bis zur littoralen Zone aufsteigen. Weiter lasse ich die litoralen Arten aus dem Spiele, die ihre Hauptverbreitung in wärmeren Meeren haben, aber mit ihren äußersten Vorposten die Grenze der subantarktischen Region ein wenig überschreiten. Betreffs der Begrenzung des antarktisch-subantarktischen Gebietes folge ich Mortensen (1910, S. 92—93), der hierin im übrigen nur wenig von z. B. Pfeffer (1890) abweicht. Hinsichtlich der bathymetrischen Verhältnisse des Südlichen Eismeeres (siehe unten!) rechne ich zum Küstengebiet nicht nur die litorale Zone (bis zu 200 oder vielleicht besser 300 m), sondern auch die archibenthale (bis zu 1000 m, vgl. Mortensen 1910, S. 93).

Auch nach einer solchen Begrenzung wird zwar die Anzahl der nunmehr bekannten Arten aus dem Küstengebiete des Südlichen Eismeeres größer als in Pfeffers Übersicht (1890); die Vermehrung ist jedoch nicht besonders groß. Andrerseits haben wir nach Ludwigs Übersicht über die Brutpflege der Echinodermen (1904) eben aus dem

fraglichen Gebiete eine Reihe neuer Fälle einer solchen kennen gelernt. Die Anzahl brutpflegender Arten erweist sich also im Verhältnis zu der ganzen Anzahl der Echinodermenarten nunmehr als höher, was darauf hindeutet, daß ein eingehenderes Studium der Fauna des Südlichen Eismeeres WYVILLE THOMSONS oben angeführte Äußerung immer mehr bekräftigen wird.

Wie schon bemerkt wurde, liegt noch keine vollständige Bearbeitung der Echinodermenausbeute der letzten Jahre aus den antarktischen Meeren vor. Aber um die Verhältnisse etwas mehr aufzuhellen, genügt es, eine einzige Klasse zu betrachten. Hierzu wähle ich die Seeigel, über die wir jetzt dank der mustergiltigen Arbeit MORTENSENS (1910) einen so vollständigen Überblick besitzen, wie ihn das bisher vorliegende Material gestattet. MORTENSEN hat auch der Brutpflege der Seeigel große Aufmerksamkeit gewidmet, von der er eine Reihe neuer Fälle nachgewiesen hat.

MORTENSEN zählt (S. 105—106) 45 Arten antarktischer und subantarktischer Seeigel auf. Unter diesen ist jedoch *Arbacia alternans* »vielleicht keine selbständige Art«. Von den übrigen 44 Arten sind 14 bisher nur aus Tiefen von mehr als 1000 m bekannt, woneben noch eine, *Urechinus naresianus*, als zu einer abyssalen Gattung gehörig und in Tiefen von 790—3230 m lebend als von entschieden abyssalem Gepräge anzusehen sein dürfte. Vielleicht sind *Notocidaris Mortenseni* (100—2650 m) und *Brisaster Moseleyi* (75—2590 m) als Tiefseeformen zu betrachten, die im Eismeer in die Litoralzone aufsteigen[1], *Tetrapygus niger*, *Echinus sp.* und *Encope marginata* haben in gemäßigteren Meeren ihre eigentliche Heimat, obwohl ihre Verbreitung sich bis zur Südspitze Amerikas erstreckt[2].

Es bleiben also 26 Arten übrig — wenn auch *Notocidaris Mortenseni* und *Brisaster Moseleyi* abgerechnet werden, nur 24 —. Diese gehören den litoralen und archibenthalen Zonen an, die ich aus weiter unten angegebenen Gründen hier unter dem Namen Küstengebiet zusammenfassen will (auch MORTENSEN hebt S. 93 die nahen Beziehungen dieser Zonen zueinander hervor).

Unter diesen 26 Arten gibt es nach MORTENSEN (S. 104) neun,

[1] Dies kann natürlich sehr wohl auch mit Arten (z. B. *Brisaster antarcticus*) der Fall sein, die von einzelnen Fundorten in der litoralen oder archibenthalen Zone her bekannt sind, deren Ausbreitung aber im übrigen unbekannt ist. Bis auf weiteres müssen jedoch solche Arten zur Küstenfauna in dem von mir hier angewandten Sinne gerechnet werden.

[2] Vielleicht könnte dasselbe noch von irgendeiner Art gelten (*Loxechinus bullatus*?).

wo Brutpflege schon nachgewiesen ist (*Austrocidaris canaliculata, Eurocidaris nutrix, Notocidaris gaussensis, Rhynchocidaris triplopora, Abatus cavernosus, A. cordatus, A. Philippii, A. Agassizii* und *Amphipneustes Koehleri*). Außerdem hat man Grund zu vermuten, daß diese noch bei fünf andern Formen aus dem fraglichen Küstengebiet vorkommt (*Notocidaris Mortenseni, Aporocidaris incerta, Abatus elongatus, Tripylus excavatus, Amphipneustes Lorioli*). Was die abyssalen Arten des Südlichen Eismeeres anbetrifft, so kennt man Brutpflege nur bei einer Art (*Aporocidaris antarctica*), woneben sie bei noch einer Art (*Notocidaris hastata*) zu vermuten ist.

Nun ist es natürlich möglich, daß Mortensens Vermutungen über Brutpflege in einigen Fällen als unrichtig befunden werden können (mit Bezug auf ein paar Arten setzt er selbst ein Fragezeichen), aber anderseits ist es wahrscheinlich, daß eine solche auch bei einzelnen Arten vorkommt, wo man zurzeit noch keinen Grund hat, dies zu vermuten — manche Arten kennen wir ja erst ganz unbedeutend. Folgen wir vorläufig Mortensen, so sehen wir, daß von den 26 Arten der Küstenfauna nicht weniger als 14 (oder wenn man so will von 24 Arten 13) als Brutpflege ausübend angesehen werden können. Von diesen 14 Arten sind, nach dem was wir bis jetzt wissen, acht nur litoral, drei nur archibenthal, drei den litoralen und archibenthalen Zonen gemeinsam — eine von ihnen gehört außerdem auch der abyssalen Zone an. Alles in allem kennt man also aus der Litoralzone des Südlichen Eismeeres elf Arten brutpflegender Seeigel, aus seiner Archibenthalzone sechs und aus seiner Abyssalzone drei, wovon zwei ausschließlich dieser angehören (vgl. oben). Aber als Ludwig nur 6 Jahre früher seine Übersicht über die Brutpflege gab, waren aus dem Südlichen Eismeer nur drei Fälle bekannt.

Gleichzeitig nennt Ludwig aus den antarktischen und subantarktischen Gewässern Fälle von Brutpflege bei andern Echinodermen in folgender Anzahl: neun Ophiuren, elf Seesterne und sechs Holothurien. Auch für diese Klassen sind seitdem neue Fälle hinzugekommen und noch mehr sind zu erwarten — mir vorliegende noch unbeschriebene Sammlungen bieten Beispiele dafür dar —. Und für die Crinoideen lernten wir gleich nach Ludwigs Arbeit durch K. A. Andersson (1905) den ersten Fall einer ausgeprägten Brutpflege kennen und zwar bei der subantarktischen *Antedon hirsuta*[1].

[1] Ludwig bezeichnet (1904, S. 699) auch die europäische *Antedon rosacea* als brutpflegend, aber dort beschränkt sich die Sache wie bekannt darauf, daß die Jungen ihre früheste Entwicklung in den an den Pinnulae hängenden Eiern

Ob die Brutpflege in der Antarktis sich bei den übrigen Echinodermen schließlich als ebenso allgemein erweisen wird wie bei den Seeigeln, mag bis auf weiteres dahingestellt bleiben. Daß zahlreiche neue Fälle zu erwarten sind, dürfte man schon daraus schließen können, daß Echinodermenlarven in dem antarktischen Plankton fast ganz fehlen. Dies gibt schon W. Thomson (1876, S. 79) an, und neuere Untersuchungen haben seine Beobachtungen nur bestätigt. Zwar sind wir noch nicht berechtigt, Thomsons Meinung, daß ein freies Larvenstadium bei den Echinodermen des Südlichen Eismeeres eine Ausnahme bilde, als bewiesen anzusehen, aber jedenfalls sind, nachdem sich Ludwig zu dieser Frage geäußert hat, so viele neue Fälle von Brutpflege bekannt geworden, daß ihre Häufigkeit im Südlichen Eismeer jetzt noch weit auffälliger ist. Ganz besonders eigentümlich ist, wie auch Mortensen (1910, S. 104—105) bemerkt, daß sie bei den Seeigeln so gewöhnlich ist, denn aus ihrer Klasse kennt man sonst nur zwei Fälle, eine Tiefseeform aus dem nördlichen Atlantischen Ozean und eine nach der Weise ihres Vorkommens nicht näher bekannte Art aus dem Chinesischen Meer. Aus dem antarktisch-subantarktischen Gebiete kennt man acht Cidariden; von diesen haben fünf (wovon eine abyssal) sicher und die drei übrigen (wovon auch eine abyssal) wahrscheinlich Brutpflege, während man sonst keinen einzigen Fall innerhalb dieser großen Familie kennt!

Aus den wärmeren Meeresgebieten nennt Ludwig (S. 684) nur zehn Fälle von Brutpflege. Seitdem sind einige wenige neue bekannt geworden, aber die Anzahl ist noch immer verschwindend klein im Verhältnis zu der Anzahl Arten, die in diesen Meeren leben. Für die Erklärung der Häufigkeit der Brutpflege im Südlichen Eismeere ist jedoch offenbar die Vergleichung mit den Verhältnissen im arktisch-subarktischen Gebiet von größerer Wichtigkeit. Hierbei ist Ludwig nichts nachzutragen, der (S. 684) acht Arten aus den fraglichen Gegenden nennt: *Ophiacantha anomala, Pteraster militaris, Pt.* (*Hexaster*) *obscurus, Cribrella sanguinolenta, Asterias Mülleri, A. sp.* Stuxb., *A. sp.* Ludw. und *Cucumaria glacialis.* Die beiden »*Asterias sp.*« sollten jedoch nach Ludwig (S. 698) mit *A. Mülleri* identisch sein können. Daß dies mit Stuxbergs Exemplar der Fall ist, betrachte ich nach Untersuchung desselben als höchst wahrscheinlich, und da dies aus der Gegend des Behringsmeeres stammt, dürfte Ludwigs Verdacht, daß es sich mit seiner aus derselben Gegend stammenden *Asterias sp.* ebenso verhalte,

---

durchmachen, aber später sprengen sie die Eierschale und schwärmen als freie Larven aus.

hierdurch eine weitere Stütze gewinnen. Bis auf weiteres dürfen wir also nur mit sechs Arten rechnen. Von diesen sind *Cucumaria glacialis*, *Pteraster militaris* und *Pt. obscurus* ausgeprägt arktisch; *Asterias Mülleri* und besonders *Cribrella sanguinolenta* haben auch in gemäßigten Meeren eine große Verbreitung (die letztgenannte bis zu den Azoren); *Ophiacantha anomala* ist überhaupt nicht aus dem arktischen Gebiet bekannt, aber diese an den Küsten Norwegens lebende subarktische Art darf nicht ausgelassen werden, da man mit Bezug auf die südlichen Formen auch die subantarktischen mitrechnet[1].

Während die bekannte Anzahl der brutpflegenden Echinodermen in den Gegenden um den Südpol herum stark vermehrt worden ist, muß ich also betreffs der nördlichen Meere sogar die Ziffer Ludwigs als etwas zu hoch bezeichnen. Der Gegensatz ist tatsächlich weit schärfer, als Ludwig vor 8 Jahren Grund hatte anzunehmen. Da überdies die arktische und subarktische Tierwelt unvergleichlich besser bekannt ist als die antarktisch-subantarktische, so ist zu vermuten, daß in der letzteren verhältnismäßig mehr neue Fälle der Entdeckung noch harren als in der ersteren. Ein Versuch, die Häufigkeit der Brutpflege in der Antarktis zu erklären, erscheint deshalb darauf angewiesen zu sein, die Unterschiede zwischen den beiden Eismeeren zu betrachten.

Im Verhältnis zur ganzen Zahl der Arten ist die Brutpflege auch im arktisch-subarktischen Gebiet wahrscheinlich allgemeiner als in den wärmeren Meeren. Man kann daher die Vermutung aussprechen, daß die klimatischen Verhältnisse der Polarmeere das Aufkommen der Brutpflege begünstigen. Da kann man leicht weiter schließen wollen, daß ihre größere Häufigkeit im Südlichen Polarmeer darauf beruhen könne, daß das südliche Polargebiet noch kälter ist als das nördliche. Eine nähere Untersuchung der Verhältnisse liefert jedoch keine Stütze für eine solche Annahme. Die brutpflegenden Echinodermen des Südpolarmeeres leben in der Tat meist nicht in dem rein antarktischen, sondern in dem subantarktischen Gebiete. An der Südspitze Amerikas, bei den Falklands-, Südgeorgien- und Kerguelen-Inseln usw. beträgt die Wassertemperatur auch während der kältesten Monate etwa + 5° C., also ungefähr ebensoviel wie bei den Färöern oder an der Westküste Norwegens. Jedenfalls ist die Wassertemperatur höher als z. B. bei Island, Neufundland oder Südgrönland — gar nicht zu reden von Nord-

[1] Dagegen rechne ich eine kürzlich beschriebene vivipare Synaptide von Helgoland nicht mit. Wird das Gebiet soweit nach Süden ausgedehnt, so vermehrt sich im übrigen die Anzahl der nicht brutpflegenden Arten so stark, daß der Prozentsatz der brutpflegenden sich vermindert.

grönland, Spitzbergen oder dem Karischen Meer. Auch das Treibeis spielt in diesen subantarktischen Gegenden eine weit geringere Rolle als in den rein arktischen, obgleich doch eine größere als in den subarktischen. Um den Südpol herum ist die Kälte strenger als unter den entsprechenden Breitengraden um den Nordpol herum, aber die antarktische Meeresfauna befindet sich dem Äquator um 10—20 Breitengrade näher als die arktische. Auch die kältesten Gegenden, aus denen wir antarktische Echinodermen kennen, haben keine niedrigere Wassertemperatur als die hocharktischen Gebiete. Das Südliche Eismeer bietet ebenso wie das Nördliche ein auffallend reiches Planktonleben dar, das man wohl für besonders geeignet halten könnte, Schwärme von Echinodermenlarven zu ernähren.

Im großen Ganzen kann ich bezüglich der Lebensbedingungen der Meeresfauna keine andern grundsätzlichen Unterschiede zwischen den beiden Eismeeren entdecken als einen einzigen, und der betrifft die bathymetrischen Verhältnisse. Aber hier ist dafür der Gegensatz größer als zwischen irgendwelchen andern Weltmeeren der Erde. Die Mitte des Nördlichen Eismeeres wird von einem Tiefseebecken eingenommen, aber rings um dieses breiten sich gewaltige Gebiete mit seichtem Wasser aus, die sich von den Küsten aus weit hinaus erstrecken. Und dieses Meer wird fast ganz von Küsten begrenzt; nur zwischen Nordeuropa und Grönland ist die Verbindung mit dem übrigen Weltmeer weit offen, aber hier verläuft von Schottland über Island nach Grönland ein unterseeischer Bergrücken, der jetzt höchstens ungefähr 600 m unter der Meeresoberfläche liegt, und sich in einer — geologisch betrachtet — späten Zeit unzweifelhaft dieser weit näher befunden oder vielleicht sogar eine Landverbindung zwischen Europa und Grönland gebildet hat. Das große zusammenhängende Flachseegebiet macht einen weit größeren Teil des ganzen aus als in irgendeinem andern Weltmeer. Das Nördliche Eismeer ist das flachste Meer der Erde.

Das Südliche Eismeer bildet hierin einen vollständigen Gegensatz zu ihm. Es bietet zwar nicht die größten Meerestiefen dar, aber es ist fast in seiner Gesamtheit eine Tiefsee und es ermangelt größerer Flachseegebiete, wo eine Küstenfauna eine zusammenhängende Verbreitung finden könnte. Seine Mitte wird zwar von einem Festland eingenommen, aber einem Festland, dessen Umkreis zum großen Teil eine Eisbarre ausmacht, die, nach ihrer Höhe über dem Meeresspiegel zu urteilen, manchmal bis zu einer Tiefe von 500—1000 m hinunterreichen und das Litoralgebiet vollständig bedecken dürfte. An Stelle einer zusammenhängenden Litoralzone bietet die Küste des antark-

tischen Festlandes eine Anzahl vereinzelter Litoralpartien, die durch gewaltige Eismauern getrennt sind. Insoweit wir diese nicht nur biologisch, sondern auch geographisch wenig bekannten Gegenden beurteilen können, dürfte daher der Umkreis des antarktischen Festlandes einer Küstenfauna ungefähr dieselben Lebensbedingungen darbieten wie eine Reihe vereinzelter Inseln.

Wenden wir uns dann der nördlichen Grenze des Südlichen Eismeeres zu, so wird das Fehlen zusammenhängender Küstengebiete noch auffälliger. Südamerika reicht zwar mit seiner Spitze in das subantarktische Gebiet hinein, aber wenn es sich um die Fauna des Polarmeeres handelt, spielt diese Festlandsspitze keine andre Rolle als die einer abgesonderten Insel — bald genug begegnet einem im Norden eine ganz andre Meeresfauna. Im übrigen gibt es in der antarktisch-subantarktischen Region kein andres Land als eine Anzahl voneinander getrennter Inseln und kleiner Gruppen von solchen. Und diese steigen ebenso wie die Südspitze Amerikas steil aus der Tiefsee empor. Die Litoralzone ist ganz schmal und die Linie, die die 1000 m-Tiefe bezeichnet, verläuft auch ihrerseits auf der Karte so nahe dem Lande, daß ich mich für berechtigt halte, auch die archibenthale Zone zum Küstengebiete zu rechnen. Beeinflußt überhaupt die Zurückführung der Flachsee auf eine Anzahl scharf voneinander gesonderter kleiner Partien irgendwie die Küstenfauna, so muß diese Beeinflussung sich — wenn schon schwächer — in der archibenthalen Zone auch geltend machen.

Welchen Zusammenhang kann nun die Verteilung der Flach- und Tiefseegebiete mit der Brutpflege der Meerestiere haben?

Das Vorkommen frei umhertreibender Larven gewährt den Tieren des Meeresbodens die Möglichkeit, sich nach abgelegenen Plätzen zu verbreiten. Eine Art oder eine in einer oder der andern Hinsicht kräftigere Form einer Art kann auf diese Weise ihr Verbreitungsgebiet erweitern. Vielleicht können jedoch die planktonischen Stadien manchmal eine größere Bedeutung dafür besitzen, schon gewonnenes Gelände zu behaupten als neue Stellungen zu erobern. Jeder, der eine Reihe von Jahren lang die Meerestierwelt einer gewissen Gegend studiert hat, ist ohne Zweifel von dem starken Wechsel aufs höchste befremdet worden, den die Bodenfauna von Jahr zu Jahr aufweist. Am größten ist dieser zwar bei den zahlreichen Arten, die im Verlaufe eines Jahres ihren ganzen Lebenslauf durchmachen, geboren werden, sich fortpflanzen und sterben — hier genügt es, daß die Fortpflanzung einmal aus klimatischen oder andern Gründen fehlschlägt, um die Art für die nächste Zeit

aus der Gegend verschwinden zu lassen —; aber wie THÉEL bemerkt, der (1907, S. 43—45) diese Frage berührt, kann unzweifelhaft eine Reihe von ungünstigen Jahren auch eine vieljährige Art von einer Stelle vertreiben. THÉEL spricht zunächst von einem Forttreiben der Larven durch ungünstige Strömungen, aber zweifelsohne ist zuweilen mit noch andern Faktoren zu rechnen. Auch die ausgewachsenen Individuen können durch ungünstige klimatische Verhältnisse oder durch Feinde vertilgt werden, vielleicht besonders durch Feinde, die epidemische Krankheiten verursachen. Daß solche auch unter Meerestieren Verheerungen anrichten können, wissen wir — ich könnte gerade von den Echinodermen her Beispiele anführen. Daß in Süßwasser Tierarten durch Seuchen in großen zusammenhängenden Wassersystemen gänzlich ausgerottet werden können, ist wohlbekannt — ich brauche nur daran zu erinnern, daß es dem gewöhnlichen Flußkrebs an mehreren Stellen so ergangen ist. Was das Meer anbetrifft, so sind diese Verhältnisse wenig bekannt. Hier hat man zwar den eßbaren Fischen beträchtliche Aufmerksamkeit gewidmet und betreffs dieser nachgewiesen, daß verschiedene Jahrgänge derselben Art in außerordentlich verschiedener Anzahl vorhanden sind — bisweilen scheint die Fortpflanzung über große Gebiete hin für ein Jahr fast ganz fehlschlagen zu können. Aber die Ursachen hierfür sind kaum bekannt. Jedenfalls kann es als unzweifelhaft angesehen werden, daß auch im Meere eine Tierart innerhalb eines gewissen Gebietes aus einem oder dem andern Grunde — klimatischen Verhältnissen, Seuchen oder andern Umständen — ausgerottet oder auf eine so geringe Anzahl von Individuen eingeschränkt werden kann, daß ihre Fortpflanzung nicht länger gewährleistet ist. Aber wenn die ungünstigen Verhältnisse einmal aufhören, kann sie bald genug dank der Zufuhr von Larven aus andern Gegenden ihre Stellung zurückgewinnen. Ohne die Möglichkeit einer solchen Verbreitung würde eine Art offenbar größere Gefahr laufen, allmählich an einem Platz nach dem andern vertilgt zu werden und schließlich ganz auszusterben.

Die außerordentliche Wichtigkeit dieser Verbreitungsmöglichkeit geht zur Genüge daraus hervor, daß das Vorkommen von planktonischen Eiern oder Larven bei den Meerestieren die Regel ist, besonders bei denen, die in ausgewachsenem Zustande eines bedeutenderen Ortswechsels ermangeln. Und doch bringt dieses planktonische Stadium eine unerhörte Verschwendung mit sich, da doch wohl in der Regel nur einzelne Larven von tausenden geeignete Vorbedingungen für ihre volle Entwicklung finden können. Eine Grenze muß es geben, über

die hinaus diese Verschwendung für die Art nicht mehr günstig ist. Ich bin zu der Annahme geneigt, daß das Südliche Eismeer Beispiele hierfür darbietet.

Wo die für eine Art geeigneten Stellen ein zusammenhängendes Gebiet bilden oder wenigstens einander so nahe liegen, daß die Überführung von Larven von dem einen zum andern ziemlich leicht vor sich gehen kann, ist ein solches planktonisches Stadium vorteilhaft — in diesem Falle bietet wohl die eigentliche Tiefsee das beste, aber auch das Flachseegebiet des Nördlichen Eismeeres ein vortreffliches Beispiel. Anders gestaltet sich die Sachlage für eine Art, die auf einem kleinen Gebiet lebt, das noch dazu von andern für das Gedeihen der Art geeigneten Stellen so weit entfernt ist, daß eine Überführung von Larven ausgeschlossen oder allzu unsicher ist. Dies scheint mir bei den kleinen Strecken der Fall zu sein, die die marine Küstenfauna des südlichen Polargebietes beherrscht.

Diese kleinen Strecken erheben sich, wie wir gesehen haben, wie abgesonderte Inseln aus der zusammenhängenden Tiefsee und sind meist sehr weit voneinander entfernt. Ihre geringe Ausdehnung und der große Abstand von andern gleichartigen Gebieten trifft am allermeisten für die eigentliche Litoralzone zu, aber doch auch für die archibenthale. Offenbar haben Bodentiere, die in einem solchen Küstengebiet leben, nur äußerst geringe Aussicht, ihre Jungen nach einem andern Gebiet mit gleichartigen Lebensbedingungen überführt zu bekommen. Und ist das planktonische Leben der Jungen langwierig, so ist es anderseits sehr wahrscheinlich, daß sie sämtlich von dem fortgetrieben werden können, wo sie geboren sind. Besonders an Stellen, wo eine bestimmte Strömungsrichtung vorherrscht, ist die Gefahr groß, daß die planktonischen Larven von Jahr zu Jahr auf diese Weise verloren gehen, ohne daß andre zur selben Art gehörige von andern Gegenden her hinzugeführt werden.

Nun will ich natürlich keineswegs leugnen, daß es Arten oder ganze Tiergruppen gibt, bei denen die Anzahl der Larven so groß und das Larvenstadium so langwierig ist, daß sich trotz alledem am Ende des planktonischen Lebens eine hinreichende Anzahl in der Regel an für ihr Gedeihen geeigneten Stellen befindet. Daß eine Reproduktionsfähigkeit, die unter den in andern Küstengebieten herrschenden Verhältnissen völlig ausreichend wäre, hier leicht zu kurz kommt, ist jedoch offenbar. Arten, bei denen das planktonische Larvenstadium so langwierig ist, daß die Jungen regelmäßig von ihrer Heimat fortgeführt werden, müssen

es schwer finden, sich im Kampfe mit Arten zu behaupten, die eine abgekürzte Entwicklung der Jungen haben.

Auch in andern Meeren gibt es viele Arten mit abgekürzter Entwicklung. Solche Formen haben es leichter, sich an einer gewissen Stelle zu halten, und sollten deshalb schon von vornherein gut für die Küstenzone des antarktisch-subantarktischen Gebietes passen. Verschiedene Individuen derselben Art weichen zweifelsohne auch betreffs der Dauer des Larvenstadiums voneinander ab. Die Larven, die sich schneller entwickeln, haben größere Aussicht innerhalb des Küstengebietes zurückzubleiben, die, die eine längere planktonische Periode durchzumachen haben, laufen größere Gefahr, weggetrieben zu werden, um in der Tiefsee umzukommen. Daher sollte die natürliche Zuchtwahl hier zu einer immer kürzeren Entwicklung führen.

In Gegenden, wo das Küstengebiet groß und zusammenhängend ist oder aus zahlreichen einander naheliegenden kleineren Teilen besteht, können auch bei der abgekürzten Entwicklung die planktonischen Larven noch immer die Verbreitung der Art besorgen. Im Küstengebiet des Südlichen Eismeeres gibt es diese Aufgabe kaum mehr für Larven mit abgekürzter Entwicklung. Deshalb kann die Abkürzung des Larvenstadiums bis zu seinem vollständigen Wegfallen fortschreiten. Hiermit fällt auch die Gefahr der Fortführung der Jungen in die großen Tiefen gänzlich weg.

Nach diesen Ausführungen würde also eine Abkürzung des Larvenstadiums bis zu seinem vollständigen Fortfall ein Vorteil sein. Aber damit sind die Tiere auch auf gutem Wege zu einer Brutpflege. Die abgekürzte Entwicklung ist damit verknüpft, daß die Eier groß und nahrungsreich werden, und muß es sein. Ihre Anzahl muß daher verhältnismäßig klein bleiben. Wenn schließlich die planktonische Stufe gänzlich wegfällt, müssen die Eier genügende Nahrung für die Entwicklung der Jungen enthalten, bis diese dieselbe Lebensweise annehmen können wie die Mutter, oder die Mutter muß den Jungen Nahrung zuführen. Auch im ersteren Falle ist eine Brutpflege von größtem Werte, da die geringe Anzahl der Eier das Bedürfnis nach Schutz vergrößert, während ihr Nahrungsreichtum sie zugleich für Feinde begehrenswert machen.

Also würde das Verschwinden des planktonischen Larvenstadiums darauf beruhen, daß dies Stadium hier nicht länger den Dienst leisten kann, der seine Aufgabe war, sondern eher dazu übergegangen ist, eine Gefahr für den Bestand der Art zu werden. Ist diese Annahme richtig, so sollte man unter den nicht brutpflegenden Arten solche erwarten

können, die verschiedene Grade der Abkürzung der Entwicklung aufweisen. Hierüber wissen wir nur wenig, aber schon die Seltenheit der Echinodermenlarven deutet darauf hin, und weiter darf ich hier wohl auf die Übersicht hinweisen, die Mortensen (1910, S. 96) über die Eiergröße verschiedener *Sterechinus*-Arten gibt, welch letztere nach seiner Meinung eine mehr oder minder abgekürzte Entwicklung wahrscheinlich macht.

Weiter sollten wir ähnliche Erscheinungen bei andern Bodentieren als Echinodermen finden, wobei jedoch zu bemerken ist, daß man sich nur an die Gruppen halten darf, wo normalerweise eine freie Larvenperiode vorkommt, gewisse Arten aber doch gezeigt haben, daß die Voraussetzungen für das Aufkommen einer Brutpflege vorhanden sind. Eine solche Gruppe sind die Actinarien, über deren Brutpflege Carlgren (1901) eine Übersicht gibt. Nach dieser scheint die Brutpflege bei den Actinien in den nördlichen Polargegenden gewöhnlicher zu sein als in den südlichen, aber Dr. Carlgren hat mir kürzlich gütigst mitgeteilt, daß seitdem mehrere neue Fälle aus dem letzteren Gebiet bekannt geworden sind, die es wahrscheinlich machen, daß auch bei den Actinien die Brutpflege dort verhältnismäßig häufiger ist als in andern Meeren. Ein starker Gegensatz wie bei den Echinodermen scheint jedoch kaum zwischen den beiden Eismeeren zu bestehen, wenn wir nach dem urteilen dürfen, was wir bis jetzt wissen — vielleicht wird uns die Zukunft einen solchen kennen lehren. Bis auf weiteres können die Beobachtungen über die Actinien kaum für oder gegen meine Hypothese in die Wagschale gelegt werden.

Da auch eine Vergleichung mit andern Gruppen uns kaum irgendwelche Anhaltspunkte von Bedeutung gibt, soll statt dessen lieber etwas näher betrachtet werden, wie die Echinodermen sich in andern Meeren verhalten als im Südlichen Eismeer, und wie sie sich in diesem Meere in andern Gebieten verhalten als in der Nähe der Küsten. Was nun zunächst die letztere Frage angeht, so fällt es auf, daß die Brutpflege in der Litoralzone am häufigsten ist, weniger häufig in der Archibenthalzone und ziemlich selten in der abyssalen, der eigentlichen Tiefsee. Dies gilt schon von den Seeigeln, scheint jedoch noch mehr von andern Echinodermen zu gelten, vor allem von den Holothurien, bei denen Brutpflege nur bei den litoralen Arten vorzukommen scheint. Dies stimmt vortrefflich zu meiner Hypothese; doch könnte man meinen, daß die Brutpflege bei den abyssalen Tieren, die ja ein zusammenhängendes Verbreitungsgebiet haben, gänzlich fehlen sollte. Hierzu ist zu bemerken, daß auch aus andern Meeren vereinzelte Fälle von

Brutpflege bei abyssalen Arten bekannt sind. Eine solche scheint jedoch in den Tiefen des Südlichen Eismeeres gewöhnlicher zu sein als in andern Tiefseegebieten. Dies kann jedoch schwerlich dazu angeführt werden, um die Notwendigkeit einer andern Erklärung zu begründen als der meinigen; denn in einem Meere, bei dessen Küstentieren die Brutpflege gemein ist und es auf Grund der geographischen Verhältnisse zweifelsohne während langer geologischer Perioden gewesen ist, ist ganz einfach zu erwarten, daß sie auch in der Tiefsee eine gewisse Verbreitung gewonnen habe, deren Tierwelt sich sicher noch immer mit neuen Arten aus den geringeren Tiefen rekrutiert. Haben diese schon die Brutpflege angenommen, so ist es nicht wahrscheinlich, daß sie in der Tiefsee zu einer Entwicklung mit freien Larven zurückkehren werden. Zur Erläuterung der Verhältnisse erinnere ich an die drei Seeigelarten, die in der abyssalen Zone des Südlichen Eismeeres Beispiele der Brutpflege darbieten. Eine von ihnen gehört auch dem Küstengebiete bis zu einer Tiefe von nur 100 m hinauf an, und auch die beiden übrigen gehören zu Gattungen, die durch andre Arten in der Küstenfauna vertreten sind.

Gehen wir nun zu andern Küstengebieten über, so wäre in erster Linie an den Stillen Ozean zu denken. Hier findet man ja auch von großen Tiefen umgebene vereinzelte Inseln und Inselgruppen. Der Unterschied gegenüber dem Südlichen Eismeer ist jedoch wesentlich. Die Inselgruppen sind weit größer und die Flachseegebiete um sie herum weit ausgedehnter. Und wie groß der Ozean auch ist, so wird er doch zum größten Teil von Küstenstrecken begrenzt, die der Meeresfauna dieselben klimatischen Bedingungen darbieten wie diese Inselgruppen. Es fällt auch auf, daß besonders die wärmeren Teile des Stillen Ozeans, ja das ganze Indo-Pazifikgebiet eine sehr gleichmäßige Küstenfauna darbietet. Eine Menge Arten haben sich über diese ganze gewaltige Fläche verbreitet. Dies steht im scharfen Gegensatz zu den abgeschlossenen Lokalfaunen des Südlichen Eismeeres.

Bei einem Vergleich mit den warmen Meeren darf man auch nicht ganz von einem Verhältnis absehen, das ich im Vorhergehenden nur andeutungsweise berührt habe, daß nämlich verschiedene Tiergruppen in verschiedenem Maße die Fähigkeit besitzen, die große Anzahl Junge mit einem langen planktonischen Leben hervorzubringen, die für die Verbreitung der Art über große Weiten hin erforderlich ist. Dies und zweifelsohne auch andre Verhältnisse bewirken, daß die Brutpflege nur bei gewissen Gruppen entsteht. Und Verschiedenheiten können hierin auch bei ein und derselben Tierklasse vorkommen. Ich will als

Beispiel die Seewalzen oder Holothurien anführen. Hier kommt Brutpflege nur bei Dendrochiroten und Apoden (Synaptiden) vor, dagegen, soweit wir wissen, niemals bei Aspidochiroten, Elasipoden oder Molpadiiden.

Die Aspidochiroten haben zahlreiche kleine Eier und machen, soweit uns bekannt ist, eine langwierige Metamorphose durch[1]. Sie gehören den warmen und gemäßigten Meeren an, doch überschreiten vereinzelte *Stichopus*-Arten ein wenig die Grenzen der subarktischen und subantarktischen Regionen. Die einzelnen Arten haben in der Regel eine weite Verbreitung. Die Elasipoden, die ebenso entschieden der Tiefsee angehören, wie die echten Aspidochiroten (Stichopidae und Holothuriidae) den Küstengebieten der wärmeren Meere, haben oft verhältnismäßig große und nahrungsreiche Eier — vielleicht eine Anpassung an die Planktonarmut der Tiefe — aber doch keine Brutpflege. Ihre Jungen laufen, mag die Larvenperiode kurz oder lang sein, geringe Gefahr, nach ungünstigen Gegenden fortgetrieben zu werden. Die Mehrzahl der Arten lebt in der Tiefe der wärmeren Meere, einige jedoch in den eigentlichen Polartiefen, wo die Temperatur 0° C. nicht übersteigt. Von den Molpadiiden leben einige im Küstengebiet der wärmeren Meere wie die Aspidochiroten, aber die Mehrzahl in der Tiefsee wie die Elasipoden. Die Eiergröße ist, wo bekannt, ziemlich gering. Die Entwicklung ist ebenso wie bei den Elasipoden unbekannt, die Verbreitung der in der Tiefsee lebenden Arten ebenso wie bei diesen oft sehr ausgedehnt.

Ganz anders verhalten sich die Dendrochiroten. Die Eiergröße ist im allgemeinen verhältnismäßig bedeutend, die Entwicklung, soweit bekannt, stets abgekürzt. Sie gehören fast ausschließlich den Küstengebieten an, kommen aber innerhalb dieser in allen Meeren vor. Ich habe an andrer Stelle (1907) nachzuweisen gesucht, daß die Art und Weise des Vorkommens der Dendrochiroten wie alle wichtigsten Merkmale ihrer Organisation nahe damit zusammenhängen, daß sie sich durch Planktonfang ernähren. Vielleicht läßt sich auch die abgekürzte Entwicklung aus demselben Gesichtspunkt erklären. Sie gedeihen, wie ich dort auseinandergesetzt habe, wesentlich nur an Stellen mit starker Strömung in der Nähe der Küsten, und die einzelnen Arten haben sich noch dazu streng an eine gewisse Bodenart angepaßt. Eine

[1] Die alte Angabe, daß *Stichopus* (*Holothuria*) *tremula* große Eier und abgekürzte Entwicklung habe, beruht auf einer Verwechslung — die im Meere umhertreibenden Eier, von denen man annahm, daß sie dieser Art angehören, rühren von einer Dendrochirote und zwar von *Cucumaria frondosa* her.

lange Larvenperiode, insbesondere in Gegenden mit starker Strömung, würde leicht dazu führen, daß sämtliche Jungen nach für ihre Entwicklung ungeeigneten Gegenden fortgeführt würden. Wie es auch mit dieser Vermutung bestellt sein mag, so steht doch fest, daß die abgekürzte Entwicklung die Regel zu sein scheint, und daß die geographische Verbreitung der einzelnen Arten im allgemeinen gering ist — in letzterer Beziehung liegen Ausnahmen wesentlich nur aus dem arktisch-subarktischen Gebiet und aus der gewaltigen Inselwelt zwischen Asien und Australien vor, also aus Gegenden, wo große zusammenhängende Flachseegebiete mit gleichartigem Klima auch Arten mit kurzer Larvenperiode eine leichte Verbreitung ermöglichen. Daß bei den Dendrochiroten eine Brutpflege verhältnismäßig leicht zustande kommt, ist nicht zu verwundern.

Was die Synaptiden anbetrifft, so herrscht die größte Abwechslung. Sie kommen sowohl in den warmen wie in den kalten Meeren vor, sowohl an den Küsten wie in der Tiefsee. Einige Arten haben kleine Eier, andre große, einige eine wohl ausgebildete Larvenperiode, andre eine abgekürzte, andre wieder Brutpflege. Einige haben eine ausgedehnte Verbreitung, andre eine sehr beschränkte.

Bei der Anstellung eines Vergleichs zwischen den warmen und kalten Meeren hinsichtlich der Brutpflege muß man offenbar darauf Rücksicht nehmen, daß die Holothurienfauna der ersteren zum allergrößten Teil aus Arten zusammengesetzt ist, die Gruppen angehören, bei denen überhaupt kein Fall von Brutpflege bekannt ist, während die Küstenfauna der Polarmeere, was die Holothurien betrifft, fast ausschließlich aus Familien besteht, die auch in den warmen Meeren Beispiele von Brutpflege darbieten. Wenn man sich bei Vergleichung der Holothurienfauna des Nördlichen Eismeeres und der wärmeren Meere nur an die Familien hält, die Beispiele von Brutpflege aufweisen, so wird man finden, daß diese in dem erstgenannten Meere durchaus nicht häufiger ist als in den letzteren — eher umgekehrt. Aus den wärmeren Meeren führt Ludwig vier Fälle von Brutpflege bei Dendrochiroten an, aber aus dem Nördlichen Eismeer nur einen. Was die Synaptiden anbetrifft, führt Ludwig zwei Arten aus Westindien an wozu nunmehr noch *Synapta vivipara* Becher aus Helgoland kommt. Aus dem arktisch-subarktischen Gebiet kennen wir noch immer keinen Fall, und doch lebt hier eine nicht geringe Anzahl von Arten.

Ich habe mich hier nur an die Holothurien gehalten, aber vielleicht könnten ähnliche Verhältnisse in gewisser Erstreckung auch bei andern Echinodermenklassen herrschen. Auch wenn dies nicht der Fall sein

sollte, machen doch die Holothurien einen so großen Teil der Echinodermen aus, daß dieser Gesichtspunkt beachtet werden muß.

Weiter ist es nicht unwahrscheinlich, daß die in den kalten Meeren herrschenden Verhältnisse — die Kälte oder das Schmelzwasser der Eisberge — für die pelagischen Larven ungünstig sein können. Carlgren hat brieflich diese Vermutung betreffs der Actinien aufgeworfen, bei denen die Brutpflege auch in den kälteren Meeren der nördlichen Halbkugel verhältnismäßig häufig ist. Wie wir oben festgestellt haben, kann es bezüglich der Echinodermen, wenn man sich nur an die Gruppen hält, bei denen Brutpflege überhaupt bekannt ist, noch zweifelhaft sein, ob eine solche im Nördlichen Eismeer verhältnismäßig allgemeiner ist als in den wärmeren Meeren. Aber vielleicht ist an Stelle dessen eine abgekürzte Entwicklung ohne Brutpflege in dem ersteren Meere verhältnismäßig häufig. Die Annahme, daß die Beschaffenheit des Wassers der Polarmeere eine Abkürzung der Entwicklung bewirken könnte, ist zwar kaum notwendig, um zu erklären, daß die Brutpflege im Südlichen Eismeer so bedeutend allgemeiner ist als in den wärmeren Meeren, sie würde aber diese Erscheinung offenbar leichter verständlich machen.

Wollen wir das Vorstehende zusammenfassen, so sollte eine Brutpflege bei den Echinodermen schon aus dem Grunde in den kalten Meeren verhältnismäßig häufiger sein als in den warmen, weil die Fauna sich, wenigstens was die Holothurien anbetrifft, in den ersteren mehr als in den letzteren aus Gruppen zusammensetzt, innerhalb derer Brutpflege leicht zustande zu kommen scheint. Weiter kann vielleicht auch die niedrige Temperatur des Wassers und der an der Oberfläche des Eises wegen oft niedrige Salzgehalt eine Abkürzung der Entwicklung veranlassen, die ihrerseits zur Brutpflege führen kann. Im Nördlichen Eismeer wirken jedoch dem Aufkommen der Brutpflege die geographischen Verhältnisse entgegen, die mit sich bringen, daß gerade hier ein wenn auch kurzes Stadium des freien Umhertreibens der Larven große Vorteile für den Fortbestand und die Verbreitung einer Art darbietet. Infolge dieser einander aufhebenden Umstände ist, was die Echinodermen anbetrifft, die Brutpflege selten, vielleicht nur wenig häufiger als in den warmen Meeren. Im Südlichen Eismeer wirkt dagegen die Verteilung von Land und Wasser, von Flachsee und Tiefsee auch im Sinne des Aufkommens einer Brutpflege, und wirkt dabei wahrscheinlich kräftiger als die übrigen Faktoren. Infolgedessen ist hier in schroffem Gegensatz zu allen übrigen Meeren der Erde die Brutpflege sehr allgemein, vielleicht sogar die Regel.

Die obige Darstellung ist nicht auf eigene Naturstudien gegründet, und ich erwarte selbst, daß manches sich wesentlich anders ausnehmen wird, wenn wir erst einmal die Biologie der antarktischen Meere einigermaßen kennen gelernt haben. Indessen liegt gerade in dieser Brutpflege der Echinodermen ein so auffälliger Zug, daß ein Erklärungsversuch schon jetzt nicht unangebracht sein dürfte. Und dabei erschien es mir besonders verlockend, diesen Versuch Herrn Geheimrat Hubert Ludwig widmen zu dürfen, dessen Arbeit mich zuerst dazu veranlaßte über diese interessante Frage nachzudenken.

Zoologische Station Kristineberg bei Fiskebäckskil (Schweden), Dezember 1911.

Literaturverzeichnis.

K. A. Andersson, Brutpflege bei Antedon hirsuta Carpenter. Wissenschaftl. Ergebn. der schwedischen Südpolar-Expedition 1901—1903. Bd. V. Lief. 1. Stockholm 1905.

O. Carlgren, Die Brutpflege der Actiniarien. Biolog. Centralblatt. Bd. XXI. Nr. 15. Leipzig 1901.

H. Ludwig, Brutpflege bei Echinodermen. Zoolog. Jahrbücher, Suppl. VII (Festschrift für A. Weismann). Jena 1904.

Th. Mortensen, Die Echinoiden der deutschen Südpolarexpedition 1901—1903. Deutsche Südpolarexpedition 1901—1903. Bd. XI. Hft. 1. Berlin. 1910.

Hj. Östergren, Zur Phylogenie und Systematik der Seewalzen. Zoologiska Studier tillägnade T. Tullberg. Upsala 1907.

G. Pfeffer, Die niedere Tierwelt des antarktischen Ufergebietes. Die internationale Polarforschung 1882—1883; die deutschen Expeditionen und ihre Ergebnisse. Bd. II. Hamburg 1890.

Hj. Théel, Om utvecklingen af Sveriges zoologiska hafsstation Kristineberg och om djurlifvet i angränsande haf och fjordar. Arkiv för Zoologi, Bd. IV. Nr. 5. Stockholm 1907.

C. Wyville Thomson, Notice of some Peculiarities in the Mode of Propagation af certain Echinoderms of the Southern Sea. Journ. Linnean Soc. Zoology. Vol. XIII. London 1876 (1878).

Beiträge zur Kenntnis der Gephyreen.

III. Zum Bau des Kopflappens der armaten Gephyreen.

Von

J. W. Spengel,

Gießen.

Mit 3 Figuren im Text und Tafel XX—XXIII.

Vor etwa 30 Jahren habe ich begonnen, Beiträge zur Kenntnis der Gephyreen zu veröffentlichen, die als der Anfang einer über die gesamte Gruppe ausgedehnten Reihe kleiner Monographien geplant waren, doch mit der zweiten Nummer schon bald ein Ende erreicht haben, da mich andre Untersuchungen ablenkten. Erst jetzt bin ich dazu gekommen, die Beschäftigung mit diesen Tieren, die ich auch inzwischen nicht aus dem Auge verloren hatte, wieder aufzunehmen. Ich habe zunächst eine systematische Revision der *Gephyrea armata* in Angriff genommen und mich bemüht, die Beschreibungen der Arten auf eine sichrere Basis zu stellen, als sie bis jetzt vorhanden war. Es ist begreiflich, daß ich dabei mit manchen Einzelheiten bekannt geworden bin, die dem eigentlichen Zweck dieser Studien ferner liegen und deren Schilderung daher die Revision sehr belasten würde. Anderseits sind sie für diese nicht wertlos, und es erscheint mir daher wünschenswert, sie vorher zu veröffentlichen. So nehme ich denn jetzt die einst abgebrochene Reihe der Beiträge zur Kenntnis der Gephyreen wieder auf. Doch wird wenigstens dieser dritte Beitrag einen von dem der beiden Vorgänger ziemlich verschiedenen Charakter tragen, indem er nicht der Schilderung einer einzelnen Form gewidmet ist, sondern die Anatomie eines Körperabschnittes bei verschiedenen Arten zum Gegenstande haben soll, nämlich des »Rüssels« oder Kopflappens. Ich habe über dessen Bau in meinem zweiten Beitrage Angaben in bezug auf *Echiurus echiurus* (Pall.) (*E. pallasii* Guér.) gemacht, die sich nicht nur von denen Greeffs in wesentlichen Punkten unterscheiden, was ich schon in dem Nachtrage zu meinem Aufsatz ausgeführt habe, sondern denen auch der seither verstorbene Verfasser der sehr sorgfältigen «Etudes sur les Gephyriens

armés ou Echiuriens», Maximilien Rietsch, 1886, geglaubt hat widersprechen zu müssen. Derselbe meinte, er sei zu seinem abweichenden Urteil über gewisse Punkte dadurch gekommen, daß ihm zum Vergleich seine Untersuchungen des Rüssels von *Bonellia* und *Thalassema* zur Verfügung gestanden hätten, und er hoffe, auch ich werde mich seiner Ansicht anschließen, wenn ich diese Vergleichung vorzunehmen in die Lage käme. Ich bin jetzt in der Tat imstande, das, was ich damals nur für *Echiurus* ausgeführt habe, jetzt auf einer erheblich breiteren Basis für die *Gephyrea armata* zu prüfen, ohne dabei jedoch zu einem Ergebnis gelangt zu sein, das mich der Darstellung, die Rietsch gegeben hat, nähert. Vielmehr habe ich mich davon überzeugt, daß ich die von mir für *Echiurus* gegebene Schilderung so gut wie in allen Punkten aufrecht erhalten darf, zugleich aber, daß in diesem ein Glied einer Kette von Veränderungen zu erblicken ist, die noch erheblich weiter gehen, als man bisher angenommen hatte.

I. Cölom und Blutgefäße.

Die Frage, um die sich die Meinungsverschiedenheiten von Rietsch und mir drehen, betrifft zunächst die Erstreckung der Cölomhöhle in den Kopflappen. Greeff hatte, wie auch ich, für *Echiurus* nahe den beiden Kopflappenrändern je ein Längsgefäß und zwischen ihnen eine an der Ventralwand des Kopflappens als ein sinuöser Raum ausgebildete Fortsetzung der Leibeshöhle beschrieben, welch letztere er aber im Gegensatz zu meinen Befunden als ein an der Rüsselbasis mit den Seitengefäßen in Verbindung stehendes »weites und reiches sinuöses Gefäßnetz« ansieht. Rietsch dagegen hat zwar auch bei allen von ihm untersuchten Formen (*Bonellia minor*, *Thalassema neptuni* und *Echiurus*) meist einen Hohlraum um die Seitengefäße gefunden, glaubte aber darin nicht Teile des Vöoms erblicken zu sollen, sondern nur durch die Konservierung entstandene Zerreißungen, indem die Gefäßwandung sich von dem sie ursprünglich allseitig umschließenden Bindegewebe abgehoben habe. Er nennt daher die Hohlräume immer Lacunen und zwar «lacunes accidentelles».

Rietsch hatte sich, wie er es selbst ausspricht, in seinem Urteil über das bei *Echiurus* Gefundene wesentlich dadurch beeinflussen lassen, daß er seinen Untersuchungen in erster Linie *Bonellia* und *Thalassema* (*neptuni*) zugrunde gelegt hatte. Mir scheint, daß von diesen wenigstens *Bonellia* sicher keinen besonders günstigen Ausgangspunkt darstellen kann, und zwar deshalb, weil unter den armaten Gephyreen doch wohl die Echiuriden die primitivsten sind, sicher aber *Bonellia* eine abge-

leitete, einseitig differenzierte Gruppe vertritt. Während für erstere die in der Ontogenie nachgewiesene Segmentierung des Rumpfes und in der Anatomie die Existenz nicht nur des Bauchborstenpaares, sondern auch zweier Ringe von Analborsten recht deutlich in dieser Richtung spricht — von der immerhin unsicheren Deutung der als ein »Dissepiment« in Anspruch genommenen Querscheidewand im Vorderteil des Rumpfes abgesehen —, kennzeichnet der Mangel von Analborsten und vor allem die Reduktion der Nephridien auf das der einen Körperseite bei gleichzeitiger Sonderung desselben in mehr als sonst angetroffene Abschnitte, ferner die besondere Ausbildung des Kopflappens die Gattung *Bonellia* unzweideutig als sekundär, womit auch der eigenartige sexuelle Dimorphismus in Einklang steht[1]. Solange die Berechtigung dieser Auffassung nicht erschüttert ist, wird für die Beurteilung der Organisationsverhältnisse in der ganzen »Klasse« — wie ich mit GROBBEN diese Gruppe zunächst einmal nennen will — *Echiurus* die beste Grundlage abgeben. Wenn wir also von hier ausgehen, so wird sich ergeben, daß unter den zahlreichen Arten der Gattung *Thalassema* einerseits solche vorhanden sind, die sich in vielen Punkten, so auch in den zunächst ins Auge zu fassenden, der Gattung *Echiurus* sehr nahe anschließen und selbst da, wo sie spezielle Verhältnisse aufweisen, ohne große Schwierigkeit daraus abgeleitet werden können, anderseits solche, deren Bau Vereinfachungen und Rückbildungen aufweist, die zu weitgehender Übereinstimmung mit *Bonellia* führen, und zu letzteren gehört eben auch die einzige von RIETSCH untersuchte Art, *Thalassema neptuni*, die ich inzwischen selbst untersucht habe. Mir scheint, es kann nicht zweifelhaft sein, daß diese zwar, als die älteste bekannte Art der Gattung *Thalassema*, deren systematischen »Typus« darstellt, aber doch nicht darum in bezug auf die Organisation als ein Typus der Gattung, geschweige denn der Klasse, gelten kann. Vielmehr dürfte die genaue Kenntnis des Baues in den verschiedenen Arten, was mit einiger Sicherheit schon jetzt vorauszusehen ist und deshalb bereits angedeutet sei, zu einer Auflösung der bisherigen Gattung *Thalassema* in eine Anzahl von Gattungen führen, von denen einige dem *Echiurus* recht nahe stehen, während die *Th. neptuni* umfassende Gattung sich vielleicht von allen mit am weitesten davon entfernt. Was aber die oben erwähnte Übereinstimmung anbetrifft, die in gewissen Punkten mit *Bonellia* besteht, so bitte ich das nicht etwa so zu verstehen, als

[1] Die Ersetzung des Namens Echiuroidea durch Bonellioidea, wie sie neuerdings BLEDOWSKY (1910) vorgeschlagen hat, entbehrt so durchaus jeder Begründung, daß ich nicht weiter darauf eingehen möchte.

wollte ich daraufhin letztere Gattung phylogenetisch von *Th. neptuni* ableiten. Ob das richtig sein würde, wird vielleicht einmal später erörtert werden können; jetzt ist es noch nicht an der Zeit dazu.

Die im folgenden zu erörternden Beobachtungen sind durchweg an Schnittserien angestellt worden, und um diese verstehen zu können, ist es nötig etwas näher auf einen Teil des Kopflappens einzugehen, dessen ich früher nur mit den Worten gedacht habe: »Vorn breitet sich die ventrale Fläche des Kopflappens fast eben aus, nach hinten aber rollen sich seine Seitenränder mehr und mehr ventral- und medianwärts ein und vereinigen sich endlich zur Bildung eines kurzen Trichters, in dessen Grunde die Mundöffnung liegt« (S. 519). Eine solche trichterförmige Schließung der Kopflappenränder wird in der Literatur für verschiedene Echiurideen erwähnt, ist indessen niemals näher untersucht worden, obwohl sie das, wie sich zeigen wird, verdient. Es bedeutet zunächst nur eine Beschreibung der erwähnten Tatsachen in andern Worten, wenn ich sage, in den Fällen, wo eine solche Schließung eintritt, weise der Mund eine Unterlippe auf, die ihm fehlt, wo die Ränder des Kopflappens bis an die Mundöffnung getrennt bleiben. Den Hinterrand der Mundöffnung eine Unterlippe zu nennen, wie es z. B. RIETSCH tut, kann natürlich nicht als falsch bezeichnet werden, aber eine körperlich darstellbare Unterlippe ist eben dann nicht vorhanden[1].

Von den durch RIETSCH untersuchten und auch den folgenden Darlegungen vorzugsweise zugrunde gelegten Echiurideenformen besitzt nur *Echiurus echiurus* eine Unterlippe, während sie *Bonellia* und *Thalassema neptuni* — ebenso dem gelegentlich herangezogenen *Th. mellita* Conn — abgeht. Was uns bei Betrachtung von außen bei *Echiurus* als dessen Unterlippe erscheint, ist nach seinem Bau etwas erheblich andres, als man hätte erwarten sollen. Obgleich sich, wie erwähnt, bisher niemand mit der Untersuchung der Unterlippe abgegeben hat, tritt uns doch überall die Auffassung entgegen, daß sie

[1] Auch DELAGE u. HEROUARD reden im Bande Vermidiens, S. 27, von einer Unterlippe bei *Echiurus*, indem sie auseinandersetzen, man «pourrait concevoir la trompe comme formée par deux lèvres buccales, une ventrale courte et une dorsale très grande». Dieser Vergleich kann natürlich im günstigsten Falle nur eine didaktische Bedeutung im zoologischen Elementarunterricht beanspruchen; in einer »concreten« Zoologie scheint mir die Auffassung des Kopflappens als einer dorsalen Lippe kaum am Platze zu sein. Als eine Lippe stellt sich nur die ventrale dar, und für diese eine Bezeichnung einzuführen ist eben deshalb von Wert, weil diese Unterlippe bei verschiedenen armaten Gephyreen erhebliche Verschiedenheiten in ihrer Ausbildung aufweist.

schlechthin als ein Teil des Kopflappens anzusehen sei, der, auch meiner eignen oben zitierten Schilderung entsprechend, durch Vereinigung der Seitenränder dieses Körperanhanges zustande gekommen sei. Diese Auffassung mußte um so berechtigter erscheinen, als *Echiurus echiurus* bei der Autotomie des Kopflappens diesen bis an eine durch eine deutliche Ringfurche bezeichnete Stelle abwirft, die auch an dem unversehrten Tiere recht gut zu sehen ist, etwa 3 mm hinter dem Unterlippenrande.

Die Untersuchung aber lehrt, daß die in diesem Sinne aufgefaßte Unterlippe keineswegs nur ein Teil des Kopflappens ist, sondern in ihrer hinteren Hälfte noch unveränderte Organe des Rumpfes enthält und daher soweit sicher diesem zuzuzählen ist, nämlich das etwa $1^1/_2$ mm lange Vorderstück des Bauchmarks und das diesem angelagerte gleichlange Vorderstück des Bauchgefäßes, und zwar in noch völlig ungeteiltem Zustande (Fig. 1). Die Aufteilung beider in die den Kopflappen durchziehenden Nerven- und Gefäßschenkel erfolgt erst in der vorderen Hälfte der »Unterlippe«. Ihr Verhalten bis dorthin ist auf dem abgebildeten medianen Sagittalschnitt durch das Übergangsgebiet von Rumpf und Kopflappen so klar zu erkennen, daß es weiterer Beschreibung nicht bedarf. Zur Ergänzung sei nur noch ein Stück eines medianen Sagittalschnittes von einem abgeworfenen Kopflappen abgebildet (Fig. 2), aus dem in der deutlichsten Weise hervorgeht, daß bei der Autotomie auch die erwähnten Teile von Rumpforganen mit abgestoßen werden. Wenn man aber, was kaum zu vermeiden sein dürfte, dieses Ergebnis in die Worte kleiden will, daß hiernach die Autotomie bei *Echiurus echiurus* sich nicht auf die Abwerfung des Kopflappens beschränkt, sondern auch ein Stück des Rumpfes umfaßt, so ergibt sich die weitere Frage, ob zur Unterlippe auch dieses Rumpfstück mitgerechnet werden darf oder nur die vor dem Bauchmark gelegenen Teile.

Ich bin zurzeit nicht in der Lage, zu ihrer Beantwortung andre Echiurideen heranziehen zu können, bei denen eine Unterlippe vorhanden ist, ferner solche, bei denen ebenfalls Autotomie stattfindet, denn nach allem, was bisher bekannt ist, kommt diese Erscheinung weder bei *Bonellia* noch bei *Th. neptuni* oder *Th. mellita* vor, die alle, wie erwähnt, einer Unterlippe entbehren. Die Entscheidung kann unter solchen Umständen nur nach andern Gesichtspunkten erfolgen, und zwar unter genauerer Berücksichtigung des Mundes.

Wenn ich in dieser Beziehung wieder an ein Zitat aus meiner früheren Beschreibung von *Echiurus* anknüpfe, so geschieht es, weil

ich durch die neueren Befunde genötigt bin, eine Veränderung der dort angewandten Bezeichnungen vorzunehmen. Ich schrieb 1880, S. 491: »Die Mundöffnung befindet sich an der Wurzel des Kopflappens, dessen Ränder sich ventral von ihr vereinigen und so einen kurzen Trichter, die Mundhöhle, bilden. An den durch einen Sphinkter verschließbaren Mund reiht sich ein ziemlich weiter Kanal, den wir wol am besten als Pharynx bezeichnen.« In dem ersten dieser Sätze habe ich also die von der Unterlippe begrenzte Öffnung als Mund bezeichnet. Dagegen umschließt der in dem zweiten erwähnte Sphincter nicht diese, sondern einen andern, weiter nach hinten gelegenen Abschnitt des Darmes. Da nun eine Unterlippe, wie wir gesehen haben, nicht allen Echiurideen zukommt, wohl aber allen eine Höhle, in die der Mund hineinführt und die von einem Sphincter umschlossen ist, so scheint es mir zweckmäßiger, diese letztere als Mundhöhle zu bezeichnen, die durch die Ausbildung der Unterlippe entstandene jedoch als eine vor dem eigentlichen Munde gelegene trichterförmige Vorhöhle oder kurz als Mundtrichter. Nun ist dieser zwar ebenfalls von einer ringförmig geschlossenen Muskelschicht umgeben, die aber nicht der Wand des darin enthaltenen von Epithel ausgekleideten Hohlraumes angehört, sondern der Außenwand des den letzteren umschließenden Cöloms, auf die ich später näher zu sprechen kommen werde. Nicht diese Muskulatur war mit dem 1880 erwähnten Sphincter gemeint, sondern die des sich hinter der eigentlichen Mundöffnung anschließenden Darmabschnittes, den ich eben jetzt die Mundhöhle nennen werde. Diese ist nur von geringer Länge und auf den Präparaten, hauptsächlich infolge der starken Kontraktion des Sphincters, sehr eng, auf Querschnitten mit sternförmigem Lumen, indem das Epithel in Gestalt hoher Falten in dasselbe vorspringt. Gegen den nun folgenden Pharynx, der seinen Namen behält, ist sie fast ebenso scharf abgesetzt wie nach vorn gegen den Mundtrichter, die beide, namentlich in querer Richtung, bedeutend weiter als jene sind. Auch ihre Epithelien sind verschieden, worauf ich nicht näher eingehen will. Eine solche Mundhöhle findet sich, wie gesagt, bei sämtlichen Echiurideen. Um mich auf die hier vorzugsweise zur Besprechung kommenden Formen zu beschränken, will ich nur erwähnen, daß sie bei *Thalassema neptuni* ähnlich wie bei *Echiurus* stark kontrahiert und mit sternförmigem Lumen erscheint, wohingegen ich sie bei *Bonellia viridis* weit oder wenigstens hoch und mit glatten Wandungen finde, ebenfalls von einem Sphincter umschlossen. Die Übereinstimmung geht so weit, daß man an der Homologie dieses vordersten Darmabschnittes bei den genannten Formen nicht zweifeln

kann, bei denen allen also der Mund in eine kurze, mit einem Sphincter ausgestattete Mundhöhle hineinführt. Diese geht bei *Echiurus* bei der Autotomie mit ab, jedenfalls ein weiterer sicherer Beweis dafür, daß letztere sich auf einen Teil des Rumpfes mit erstreckt. Endlich aber geht daraus hervor, daß nur der Teil als Unterlippe bezeichnet werden kann, der vor dem Bauchmark gelegen ist, und daß mit dieser Einschränkung deren ursprüngliche Definition als ein Erzeugnis der Vereinigung der Kopflappenränder tatsächlich zu Recht besteht.

Nachdem wir auf diese Weise für *Echiurus* die Grenze von Kopflappen und Rumpf festgelegt haben, wenden wir uns der Frage nach den Beziehungen zwischen ihren Cölomräumen zu.

Daß der an der ventralen Seite des Kopflappens zwischen den beiden seitlichen Blutgefäßen ausgebreitete flache Hohlraum wirklich vorhanden und ein Teil des Cöloms ist, hat, wie erwähnt, unbeschadet der hier nicht näher zu erörternden vermeintlichen Beziehungen zum Blutgefäßsystem, auch Greeff erkannt. Er schreibt darüber: »Die andere Gefässbahn [die er auch das sinuöse Gefäßnetz der Innenfläche des Rüssels nennt] gehört indessen zur Leibeshöhle und steht an der Rüsselbasis in offener Communication mit der weiten Leibeshöhle des Körpers.« Sieht man von der der Deutung als Gefäße entsprechenden Blaufärbung auf seinen Abbildungen ab, so liefern seine Figg. 31—35, Taf. XIX, die Querschnitte durch den Vorderkörper und durch den Kopflappen darstellen, ausreichende Beweise für seine Behauptung. Ich habe damals keine Veranlassung gehabt, diesen Sachverhalt auch meinerseits durch Abbildung zahlreicher Querschnitte zu belegen.

Es wäre nun wohl zu erwarten gewesen, daß noch überzeugender als durch solche Querschnitte durch Längsschnitte vom Übergangsgebiet des Rumpfes und Kopflappens der Zusammenhang der fraglichen Räume untereinander sich müßte darlegen lassen. Ich habe es mir deshalb neuerdings angelegen sein lassen, mir einige Serien solcher Schnitte zu verschaffen, und zwar sowohl in sagittaler als auch in horizontaler Richtung. Die Untersuchung dieser Präparate hat mir zunächst eine Enttäuschung bereitet, indem die Verfolgung der Cölomräume des Rumpfes nur bis in die Gegend der Mundhöhle gelingen wollte, dort aber durch dessen sphincterartige Muskulatur verhindert wurde. Es stellte sich also heraus, daß die Sache nicht so einfach war, wie ich erwartet hatte.

Von der Muskulatur wird weiter unten näher die Rede sein. Das Cölom ist im vorderen Teil des Rumpfes durch die zahlreichen und

dichtstehenden Frenula, die vom Darm zur Haut ziehen und jenes durchsetzen, stark eingeengt. Auf Sagittalschnitten wird es auf der dorsalen Seite durch das Rückengefäß ganz ausgefüllt. Dicht hinter dem Vorderende des Pharynx, also noch im Bereiche des Rumpfes, verläßt dieses das Cölom und tritt in die Längsmuskulatur ein, womit es seine Cölomumhüllung verliert. Aus diesen Gründen wird uns demnach ein medianer Sagittalschnitt über das Verhalten des Cöloms des Rumpfes zum Kopflappen auf der dorsalen Seite keine Aufklärung bringen können. Untersuchen wir Horizontalschnitte, die etwa durch die Längsachse der Mundhöhle geführt sind, so bringen uns auch diese nicht viel weiter: gegen das Hinterende der Mundhöhle werden seine Hohlräume immer kleiner und verschwinden bald in der Menge der quer durchschnittenen Muskelfasern, die von beiden Seiten die Mundhöhle zwischen sich fassen. Nur auf der Ventralseite der Sagittalschnitte (Fig. 1 u. 2) gelingt es, den Cölomraum ohne Unterbrechung — selbst Frenula durchsetzen ihn hier nicht — bis an das Vorderende des Rumpfes zu verfolgen, also so weit wie das Bauchmark und das Bauchgefäß, das eben in dieser Höhle verläuft, reichen, und wir sehen nun, wie dieser Teil des Cöloms die erwähnten Muskelquerschnitte in eine ventral davon bleibende, dem Bauchmark dicht anliegende Masse und in die des eigentlichen die Mundhöhle umfassenden Sphincters zerlegt, und ferner, wie es sich nach vorn zu merklich ausweitet. Für diesen Abschnitt läßt sich nun leicht, indem man ihn in den sich anschließenden mehr seitlich geführten Sagittalschnitten verfolgt, der Nachweis führen, daß er ohne Unterbrechung übergeht in die seitlichen Cölomräume des Kopflappens, was vollkommen gesichert wird durch die Beziehung zu den seitlichen Kopflappengefäßen, in die sich das Bauchgefäß im Innern der beschriebenen Cölomerweiterung aufzuteilen beginnt. Ziehen wir endlich auch Querschnitte heran, also diejenigen, die durch das Vorderende der Mundhöhle geführt sind und dem Geschilderten entsprechend an der beginnenden Verbreiterung des Bauchmarks und des Bauchgefäßes erkennen lassen, daß sich diese zur Teilung anschicken, so sehen wir in diesen die Mundhöhle zu beiden Seiten von einem stattlichen Cölomraum eingefaßt (Fig. 8). Daß dorsal noch beträchtliche Muskelfasermassen die Mitte einnehmen, ist in der Hauptsache eine Folge der zufälligen Richtung der Schnittführung. Auch dorsal von der Mundhöhle zeigt uns wieder der mediane Sagittalschnitt (Fig. 1) auf der Höhe ihres Vorderendes mit aller Deutlichkeit Cölom, und zugleich sehen wir an ihm, wie sich dieses in das ventrale Cölom des Kopflappens fortsetzt.

Soweit die bisher besprochenen Beobachtungen reichen, besteht mithin tatsächlich eine offene Verbindung zwischen dem Cölom des Rumpfes und des Kopflappens; aber sie ist im vordersten Teile des Rumpfes nur eine beschränkte. In diesem, und zwar etwa so weit, wie er an der Autotomie beteiligt ist, haben wir bis jetzt das Cölom nur auf der ventralen Seite, oberhalb des Bauchmarks, gefunden, und erst auf der Höhe des Mundes umfaßt es wieder ringförmig, wie im Rumpfe, den Darmkanal, um von hier aus nahe der ventralen Fläche des Kopflappens nach vorn zu ziehen.

Aber mit Hilfe der Querschnittserien kann das Verhalten im Bereiche der Mundhöhle noch etwas genauer festgestellt werden. Schon auf solchen Schnitten, die noch den Pharynx getroffen haben (Fig. 3), bemerkt man, daß unter den Frenula, die vom Darmkanal zur Haut ziehen, die das Bauchmark und das über ihm gelegene Bauchgefäß zwischen sich fassenden mit besonderer Regelmäßigkeit auftreten und etwa auf der Grenze von Pharynx und Mundhöhle zu geschlossenen Scheidewänden werden, die den das Bauchgefäß bergenden Raum von den übrigen Cölomteilen vollständig abtrennen. Dadurch, daß bald zwischen jenem und dem Bauchmark Muskelfasern sich einschieben (Fig. 5) — von denen weiter unten die Rede sein wird —, wird dessen Unabhängigkeit noch größer, und zugleich beginnen die seitlichen Cölomteile sich mehr und mehr zu reduzieren, so daß sie etwa in der Mitte der Mundhöhle so gut wie ganz verschwunden sind (Fig. 6 u. 7). In dem nach außen von dem Mundhöhlensphincter gelegenen Faserfilz sieht man hier und da noch Reste, von denen manche kein deutliches Lumen mehr umschließen. Ob sie alle undurchgängig geworden sind, kann ich um so weniger mit Sicherheit entscheiden, als sie bei verschiedenen Individuen ungleich ausgebildet sind und es den Eindruck macht, als ob ihre Sichtbarkeit in hohem Grade von der jeweiligen Kontraction der Muskelfasern abhinge, in die sie eingebettet sind. Immerhin ist es möglich, daß enge Cölombahnen sich durch den ganzen Muskelfilz bis an dessen Vorderende auf der Höhe des Mundes hindurchziehen und in das hier wieder in erheblicher Ausdehnung auftretende Cölom führen (Fig. 8).

Wie dem nun aber auch sein möge, so ist es doch auf alle Fälle sicher, daß die Verbindung zwischen dem Rumpf- und dem Kopflappencölom nicht weit offen ist, sondern sich nur durch äußerst enge Bahnen vollzieht, von denen die weiteste der das Bauchgefäß einschließende Kanal ist, den ich ausnahmslos ganz frei finde. Das muß natürlich für die Beurteilung ihrer Aufgaben sehr wichtig sein. Rietsch hat ge-

glaubt (S. 126), in der Tatsache, daß man nie «dans ces lacunes [nämlich in den Cölomräumen des Kopflappens] les éléments figurés caractéristiques du liquide périviscéral» fände, müsse man ein Argument gegen die Erstreckung des Rumpfcöloms in den Kopflappen hinein erblicken. Die angezogene Beobachtung ist unzweifelhaft richtig. Eizellen oder Sperma und die charakteristischen, im Rumpfcölom massenhaft vorhandenen kugeligen Cölomcyten findet man immer ausschließlich in diesem und hier bis an den Mundhöhlensphincter heran (vgl. Fig. 3 und 4, wo noch zahlreiche Eizellen in den Cölomhöhlen liegen); weiter nach vorn fehlen sie wie im ganzen Kopflappen völlig. Aber damit ist natürlich keineswegs gesagt, daß dessen Cölomräume ein Vacuum seien: sie enthalten Flüssigkeit und nicht allein solche, sondern auch zellige Bestandteile. Diese sind zum Teil, wie sich leicht nachweisen läßt, Durchschnitte der schon früher von mir beschriebenen in großer Menge das Cölom durchsetzenden Trabekel, in denen gewöhnlich eine oder mehrere Muskelfasern gelegen sind. Zu einem andern Teil aber sind es unzweifelhaft auch verästelte Zellen, die entweder frei in der Höhle liegen oder sich ihrer Wand anlagern, wobei sie oft Ketten oder Netze bilden. An dem mir jetzt ausschließlich vorliegenden konservierten Material habe ich natürlich nicht feststellen können, ob es sich um fixe oder amöboide Zellen handelt. Ich kann nur sagen, daß ich sie nicht zu unterscheiden vermag von Zellen, die sich in nicht geringer Menge im Innern der Blutgefäße und namentlich im Rumpfcölom finden und von denen wenigstens manche sich am lebenden Objekt als amöboid erwiesen haben. Über deren Herkunft ist nichts bekannt. Um so weniger läßt sich darüber auch nur eine Vermutung aussprechen, ob sie aus dem Rumpfcölom in den Kopflappen hineingekommen sein oder in loco sich von der Cölomwand des letzteren abgelöst haben mögen.

Außerdem trifft man im Kopflappencölom hin und wieder größere Klumpen, kompakte Ballen von bräunlichen Zellen, von denen sich nur die Kerne in Hämatoxylin färben, äußerlich begrenzt durch flache Zellen oder vielmehr Kerne, die solche andeuten dürften. Kurz und gut, sie gleichen völlig den »braunen Körpern« von unbekannter Funktion, die man so weit verbreitet in fast allen Organen dieser Art findet, auch frei in ihrem Rumpfcölom. Aber offenbar brauchen auch sie nicht aus diesem in das Kopflappencölom hineingelangt zu sein; denn sie finden sich auch in nächster Nähe dieses letzteren, z. B. in dem Bindegewebe, das ventral davon gelegen ist. Weder über ihre Funktion noch über ihre Entstehung und Schicksale wissen wir sicheres. Vielleicht gehen sie im Cölom einer allmählichen Auflösung entgegen.

Jedenfalls muß es bei der ansehnlichen Größe, die manche von ihnen aufweisen, als ausgeschlossen gelten, daß sie in unversehrtem Zustande durch die engen Kommunikationen, die zwischen Rumpf- und Kopflappencölom bestehen, sollten aus und einpassieren können.

Mit Sicherheit steht jedoch dieser Weg der Flüssigkeit offen. Daran zu zweifeln, scheint mir nicht der geringste Grund vorzuliegen, um so weniger als GREEFF die Füllung der Cölomräume des Kopflappens vom Rumpfcölom aus durch Injektion gelungen ist. Nachdem wir die Frage nach den Cölomzusammenhängen auch für die übrigen Formen erledigt haben, werden wir auf die Bedeutung dieses Flüssigkeitsaustausches näher einzugehen Gelegenheit haben.

Zunächst soll der Vollständigkeit halber für *Echiurus* gegen die Einwände, die RIETSCH erhoben hatte, nochmals die Cölomnatur des »sehr niedrigen Hohlraumes von gleicher Länge und Breite wie die ventrale Fläche des Kopflappens, der von zahlreichen dorsoventralen Balken durchsetzt ist« (SPENGEL, 1880, S. 512) einer sorgfältigen Prüfung unterzogen werden, also jenes Raumes, den RIETSCH für ein Produkt von Zerreißungen infolge der Konservierung erklärt hat. Meine neuen Präparate lassen darüber ebenso wenig Zweifel wie die früheren. Sie bestätigen, was ich 1880 darüber geschrieben habe: »Diese [die dorsoventralen Balken] sind gebildet von dem homogenen Grundgewebe, durchzogen von dorsoventralen Muskelfäden und gegen die Leibeshöhle scharf begrenzt von Zellen, von denen man allein die Kerne erkennt, wahrscheinlich Peritonealzellen«. Ich kann nur hinzufügen, daß sie durchaus den Frenula entsprechen, die im Rumpfe die Darmwand an die Haut heften. Wäre im vorderen Teile des Kopflappens, wo die Cölomräume eng sind, noch ein Zweifel möglich, so müßte er völlig verstummen angesichts des für *Echiurus echiurus* eigentümlichen Wulstes, der sich hier in dem basalen Abschnitt des Rüssels befindet und, wie ich früher gezeigt habe, zu einem großen Teile durch eine Erweiterung des Color hervorgerufen wird. Was ich damals durch meine Fig. 45, Taf. XXVI, erhärtet habe, entspricht vollkommen dem, was auch meine neuen Quer- und Längsschnitte zeigen. Selbst RIETSCH hat sich dem nicht entziehen können und zugestehen müssen, «qu'ici, dans le bourrelet ventral surtout, les indices de déchirure sont moins évidents». Wie er trotz des Anblicks der Präparate dieses Teiles sich der richtigen Erkenntnis hat verschließen können, bleibt schwer verständlich.

Und wie steht es endlich mit den seitlichen Teilen des Kopflappencöloms, in denen die beiden lateralen Gefäße verlaufen? Nach GREEFF

sollen sie nicht darin, sondern daneben gelegen sein. RIETSCH scheint sich gerade durch ihr Verhalten besonders in seiner Auffassung, es lägen in den angeblichen Cölomräumen nur akzidentelle Lacunen vor, bestärkt gefühlt zu haben: «les indices de déchirure me paraissent manifestes, et dans les points où, sur les coupes transversales, les parois vasculaires restent entières et adhérentes aux fibres musculaires qui limitent le canal, ces parois offrent tout à fait l'aspect d'un endothélium. Les lacunes irrégulières et variables que l'on trouve autour de ce vaisseau sont donc attribuables, à mon avis, à l'action des réactifs, et ne doivent pas exister à l'état vivant, ce ne sont pas des prolongements de la cavité générale.» Da meine neuen Präparate über diese Gefäße weiter keine Auskunft geben, so will ich mich für *Echiurus* zunächst nur auf meine frühere Darstellung berufen, die ich auch nach meinen neuen Untersuchungen durchaus aufrecht erhalte.

Doch veranlaßt mich die von RIETSCH gegebene Darstellung dazu, auf die Frage nach dem Bau der Gefäßwandung im Bereiche des Kopflappens überhaupt einzugehen. Dieser schreibt den sämtlichen Gefäßen, also sowohl dem medianen als den beiden lateralen, nur eine endotheliale Wand zu. Von dem medianen bildet er bei 400facher Vergrößerung in Fig. 124, Taf. XXII, einen Querschnitt ab und schreibt dazu: «Les cellules, munies de prolongements périphériques [die nach seiner ausdrücklichen Erklärung auf S. 132 keine Muskelfasern sein sollen], sont allongées surtout aux angles de la fente. Les fibres musculaires ne pénètrent pas dans une zone de substance conjonctive amorphe entourant le vaisseau; cette zone, large aux extrémités de la fente, est beaucoup étroite sur les deux flancs du vaisseau où les fibres dorsoventrales sont plus serrées, plus rapprochées que dans le reste de la trompe et où elles se recourbent plus ou moins pour contourner le vaisseau. Une membrane interne est encore formée par l'ensemble des plateaux cellulaires« (S. 125—126). Auf S. 132 fügt er noch hinzu: «quant aux fibres annulaires de SPENGEL, ce ne peuvent être que les fibres dorsoventrales les plus rapprochées de la trompe, lesquelles contournent latéralement le vaisseau médian».

Sehen wir zunächst, ob RIETSCH die Existenz von Ringmuskelfasern in der Wand des Mediangefäßes mit Recht geleugnet hat, was insofern von vornherein nicht viel für sich zu haben scheint, als nach der Vorstellung, die wir vom Blutkreislauf der Echiurideen haben, doch aller Wahrscheinlichkeit nach das dorsale Gefäß contractil sein und die Bewegung der Blutflüssigkeit besorgen dürfte und für derartige contractile Längsgefäße die Existenz von Ringmuskelfasern die Regel bildet.

Ich muß bekennen, daß mir die Beantwortung auch bei Anwendung unsrer heutigen Schneidetechnik gewisse Schwierigkeiten bereitet hat und daß ich eine Zeitlang geglaubt habe, Rietsch in diesem Punkte Recht geben zu müssen. Für den sichersten Weg, um zu einer Entscheidung zu gelangen, hielt ich auch in diesem Falle die Untersuchung von Längsschnitten durch den Kopflappen. Da es mir zu den Zwecken, für die sie in erster Linie hergestellt worden waren, auf die Wahrung der Zusammenhänge angekommen war, so waren sie meist nicht sehr dünn gehalten (15—20 μ dick), und es wollte mir in keinem Falle gelingen, an solchen die Querschnitte von Ringmuskelfasern in der Gefäßwand zu erkennen. Andrerseits konnte ich mich auch jetzt sowohl an Querschnitten, die Teile dieser auf schrägen Anschnitten zeigten, als auch an Sagittalschnitten, die die Gefäßwand tangierten, von der Existenz solcher Fasern immer wieder überzeugen. Erst als ich für den besonderen Zweck der Untersuchung der Gefäßwand feine Horizontalschnitte von höchstens 10 μ Dicke erhalten hatte, die in Heidenhainschem Hämatoxylin gefärbt waren, habe ich an diesem die bis dahin vermißten Querschnitte der Ringmuskelfasern gefunden, zugleich aber auch eine Aufklärung darüber erlangt, warum ich sie bis dahin vergebens gesucht hatte. Ich war, zum Teil verleitet durch die Beschreibung, die Rietsch gegeben hatte, der Ansicht gewesen, das Gefäß müsse von einem Epithel ausgekleidet sein und die gesuchten Faserquerschnitte müßten nach außen von dieser in der Dicke der Gefäßwand liegen. Statt dessen fand ich sie dem Lumen unmittelbar anliegend. Ob sie von diesem überhaupt durch eine Zellenlage — mag man sie nun Epi- oder Endothel nennen — getrennt ist, kann ich nicht entscheiden, da mir zurzeit nur konserviertes Material zur Verfügung steht. Von den hier und da der Wandung anliegenden Kernen vermag ich nicht zu sagen, ob sie zu einem solchen oder zu Blutzellen gehören. Jedenfalls hat ja die Existenz endothelloser Gefäße heutigen Tages nichts ungewöhnliches mehr.

Danach darf ich also behaupten, daß Rietsch sich in seiner Annahme, ich hätte wahrscheinlich seitlich dem Mediangefäß sich anlegende Dorsoventralfasern für Ringfasern gehalten, geirrt hat. Dagegen muß ich meine Behauptung (S. 510), es seien Muskelfasern vorhanden, »die von der Wand dieses Gefäßes radiär ausstrahlen und das Lumen desselben erweitern müssen«, für tatsächlich nicht zutreffend erklären. Die radiär angeordneten Zellen mit «prolongements périphériques» dürften in der Tat keine Muskelzellen sein, sondern dem die Kopflappenmuskulatur bergenden Bindegewebe angehören, dessen nähere

Besprechung hier ausscheidet. Für die Erweiterung des Gefäßes nach voraufgegangener Kontraktion durch die Ringmuskelfasern wird wohl die Elastizität des Bindegewebes in Anspruch zu nehmen sein.

Wesentlich ebenso gebaut sind die Seitengefäße des Kopflappens. Da die Wand aber nicht von Bindegewebe umschlossen ist, sondern das Gefäß im Cölom suspendiert ist, so ist jene sehr dünn und die ihr zukommende Ringmuskulatur sehr viel leichter zu beobachten. Ein Endothel sehe ich auch in ihnen nicht, dagegen ist die Wand äußerlich, gegen das Cölom, von deutlichen Zellen bekleidet, die zum Teil sogar recht hoch sind und an manchen Stellen fast den Charakter eines Cylinderepithels tragen. Durch Frenula ist es mit der Cölomwand verbunden, und zwar durch sehr kurze und meist feine mit der Dorsalwand, während spärlichere längere es ventral befestigen.

Aus vorstehendem geht hervor, daß ich meine frühere Darstellung für *Echiurus echiurus* in dieser Hinsicht nur zu bestätigen und in geringfügigen Einzelheiten zu ergänzen habe. In letzterem Sinne sei nur noch erwähnt, daß das Cölom sich nicht nur bis an die Seitengefäße erstreckt, sondern darüber hinaus ventralwärts bis nahe an die Epidermis des Seitenrandes des Kopflappens reicht. In denjenigen Teilen des Kopflappens, wo die Seitenränder sich einander zur Bildung der Unterlippe nähern und medianwärts umschlagen, sind diese Teile des Cöloms entsprechend nach innen und oben gerichtet, und das Gleiche beobachtet man auch in der ganzen Ausdehnung der Unterlippe selbst, die daher auf dem medianen Sagittalschnitt (Fig. 1) vollkommen massiv erscheint, in ihren seitlichen Partien aber Fortsetzungen des Cöloms enthält, die ihr eine gewisse Schwellbarkeit verleihen dürften (Fig. 11 u. 12).

In diesem Zusammenhang will ich einiger Formen gedenken, die in diesem Aufsatz sonst nicht berücksichtigt werden, in erster Linie der beiden Arten, die bis vor kurzem ebenfalls zur Gattung *Echiurus* gerechnet wurden, aber nach den Untersuchungen von Alice L. Embleton und von Philipp Seitz durch letzteren zu einer besonderen Gattung *Urechis* erhoben worden sind, des *U. unicinctus* (v. Drasche) und *U. chilensis* (Max Müller). Der Bau des Kopflappens ist nach den übereinstimmenden Ergebnissen der beiden Autoren, die ich auch durch eigne Untersuchungen zu bestätigen vermag, in sehr wichtigen Punkten abweichend von der des *Echiurus echiurus*. Dafür kommt nicht nur in Betracht, daß er außerordentlich kurz ist, sondern vor allem, daß *Urechis* völlig ein Blutgefäßsystem fehlt. Dagegen erstreckt sich auch das Cölom in den Kopflappen hinein, und zwar ist ein spaltförmig

enges, durch zahlreiche Frenula zerlegtes, ventral von der Quermuskulatur des Kopflappens vorhanden, das wesentlich dem von *Echiurus* entspricht, außerdem aber noch ein System weiter dorsal zwischen den Längsmuskelfasern gelegener Cölomräume, die erheblich weniger weit in den Kopflappen eindringen (Textfig. *A*). In diesem sind beide Systeme ganz voneinander getrennt. Beide kommunizieren mit dem Rumpfcölom in so ausgedehnter Weise, daß sie von hier aus nicht nur



Textfig. *A*.
Querschnitt des Kopflappens von *Urechis unicinctus*.

dessen flüssigen Inhalt aufnehmen, sondern sich auch mit Cölomocyten und Geschlechtszellen ganz anfüllen (Textfig. *B*).

Echiurus und *Urechis* würden in Hinsicht auf Cölom und Blutgefäßsystem des Kopflappens nach den bisherigen Untersuchungen die unter den armaten Gephyreen vorkommenden Extreme vertreten, und soweit meine Beobachtungen bis jetzt reichen, ist *Urechis* tatsächlich in dem Mangel eines Blutgefäßsystems und in der Existenz dorsaler Cölomräume des Kopflappens eine in der ganzen Klasse einzig dastehende Form, die schon allein deswegen nicht nur von *Echiurus* abgetrennt werden muß, sondern trotz des Besitzes circumanaler Borsten nicht einmal in dessen nächste Nähe wird gestellt werden können.

Was aber das Blutgefäßsystem des Kopflappens anbetrifft, so

werden wir sehen, daß *Echiurus* keineswegs die höchst entwickelte Stufe unter den armaten Gephyreen einnimmt, sondern daß er durch gewisse *Thalassema*-Arten darin bedeutend übertroffen wird.

Bei einer erheblichen Anzahl von diesen, die ich jedoch gegenwärtig nicht aufzählen kann, weil ich mit der begonnenen Revision noch bei weitem nicht fertig bin, unter denen ich nur als ein Beispiel das echte *Thalassema erythrogrammon* (Leuck. et Rüpp.) = *Th. caudex*



Textfig. *B.*
Medianer Sagittalschnitt des Vorderkörpers von *Urechis unicinctus.*

Lampert anführen will, ist ein ebenso wie bei *Echiurus* die ganze Breite der Ventralseite des Kopflappens einnehmendes, ventral von der Quermuskulatur desselben gelegenes Cölom vorhanden, über dessen Natur ebensowenig wie bei *Echiurus* irgendein Zweifel bestehen kann. Wie dort ist es von Frenula durchsetzt, die bei einigen Arten eine erhebliche Dicke erreichen und die einzelnen Höhlen ziemlich weit voneinander entfernen, bei andern schmäler sind und die Kontinuität des Cöloms besser hervortreten lassen. Aber allen in Rede stehenden Arten ist es gemeinsam, daß dieses Kopflappencölom in querer Richtung von Blutgefäßen durchzogen wird, welche das rechte und das linke Seitengefäß untereinander verbinden. Sie sind überall bedeutend

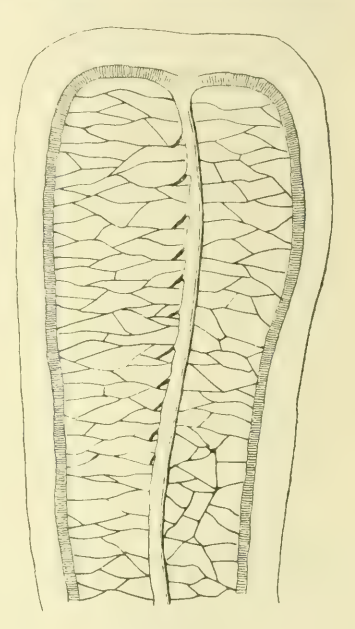
enger als diese, aber gerade so wie diese der dorsalen Cölomwand stärker genähert als der ventralen. Da mir keine injizierten Präparate vorliegen, obendrein alle Kopflappen sehr stark kontrahiert sind, so ist es natürlich recht schwierig, den Verlauf eines einzelnen Gefäßes von einem bis zum andern Seitengefäß zu verfolgen; da sie in jedoch voller Deutlichkeit auf allen Querschnitten des Kopflappens in der Mehrzahl der Hohlräume vorhanden sind, ferner dort, wo Frenula nur angeschnitten sind, vielfach in voller Deutlichkeit von einem Hohlraum in den benachbarten hineinreichen, so bleibt kein Zweifel, daß es sich um ein Netz von Verbindungsgefäßen handelt, dessen Züge vorzugsweise eine quere Richtung einhalten. Bei der starken Krümmung der ventralen Seite des Kopflappens erschien es so gut wie aussichtslos, sich auf Frontalschnitten einen erheblichen Teil des Netzes vor Augen zu führen; ich habe es deshalb unterlassen, solche Schnitte anzufertigen, doch dürfte sich gewiß dieses Verfahren dann empfehlen, wenn ein Forscher in die Lage kommen sollte, Material ad hoc zu konservieren, zumal falls die Herstellung gelungener Injektionspräparate auf Schwierigkeiten stoßen sollte, was nicht unwahrscheinlich ist.

Nach obigem hätte für die durch *Th. erythrogrammon* vertretenen *Thalassema*-Arten das Schema, das ich auf S. 509 meines *Echiurus*-Aufsatzes in der Textfig. 2 von dem Gefäßsystem eines Echiurideenkopflappens gegeben habe und das mehrfach reproduziert worden ist, insofern eine Ergänzung zu erfahren, als die Seitengefäße durch ein dichtes Netzwerk enger Gefäße zu verbinden sind.

Nun aber gibt es wieder andre *Thalassema*-Arten, auf deren Aufzählung ich aus den oben angedeuteten Gründen ebenfalls verzichten muß, bei denen die mit dem soeben geschilderten Zustand erreichte Komplikation noch weiter übertroffen wird. Als Beispiel für diese Gruppe will ich die Art anführen, die Sluiter irrtümlich für *Th. erythrogrammon* gehalten hat, die sich aber, wie ich später in meiner Revision zeigen werde, in weitgehender Weise davon unterscheidet und die ich vorläufig[1] *Th. billitonensis* nennen will. Hier besteht in bezug auf das ventrale Kopflappencölom samt dem darin enthaltenen Gefäßnetz der gleiche Zustand wie bei *Th. erythrogrammon*. Außerdem aber tritt bei dieser Form das mediane Dorsalgefäß des Kopflappens durch zahlreiche dorsoventral verlaufende enge Gefäße mit jenem Gefäßnetz in Zusammenhang. Die Verfolgung dieser Anastomosen ist erheblich leichter als die der Gefäße des ventralen Netzes, obwohl auch

[1] »vorläufig« bezieht sich nicht auf den Art-, sondern nur auf den Gattungsnamen.

sie begreiflicherweise nur zum kleinen Teil in ihrer ganzen Länge in je einen Schnitt fallen, da nicht alle genau senkrecht verlaufen und auch die Orientierung des Kopflappens beim Schneiden dem Zufall unterworfen ist. Es war mit Sicherheit festzustellen, daß diese Anastomosen kein Netzwerk bilden, sondern in geringen Abständen annähernd einander parallel aus dem Dorsalgefäß zum Gefäßnetz herabziehen, wobei es gelegentlich vorkommt, daß sich eines in zwei Äste teilt. Ich habe das obendrein an Sagittalschnitten bestätigen können. Sollte es gelingen, Rüssel dieser Tiere in sehr langgestrecktem Zustande zu konservieren, so würden solche natürlich noch viel deutlichere Bilder gewähren als die vorliegenden, die stark verkürzt waren. In der Textfig. *C* habe ich ein schematisches Bild davon zu geben versucht.



Textfig. *C*.
Schema der Kopflappengefäße von *Th. billitonense*. Vom Rücken gesehen. Seitengefäße quer schraffiert, Mediangefäß hell. Letzteres in den vorderen $^2/_3$ nach rechts verschoben gedacht. Die Zahl der Dorsoventral-Anastomosen viel geringer als in der Natur.

Damit ist also das Blutgefäßsystem des Kopflappens ungemein kompliziert geworden, und es scheint mir nicht ganz leicht, sich von dem Laufe des Blutes darin eine klare Vorstellung zu bilden und über die funktionelle Bedeutung dieser Anordnung etwas befriedigendes auszusagen. Das ventrale Netz mag immerhin im Dienste der Atmung eine Rolle spielen, indem das durch die tief rinnenförmig zusammengebogene ventrale Seite des Kopflappens passierende, zugleich die Nahrung herbeischaffende Wasser Sauerstoff an das recht dicht unter jener gelegene Gefäßnetz abgibt. Wenn es richtig ist, daß durch das Dorsalgefäß das Blut in den Kopflappen hineingeführt wird, so dürften die Anastomosen kaum zu etwas anderm dienen können, als schon auf dem Wege zum Vorderende dem Gefäßnetz, das sich durch die Seitengefäße entleert, Blut zuzuführen. Klappen, deren Anordnung auf die Richtung der Circulation einen sicheren Schluß erlauben würden, sind am Ursprung aller dieser feinen Gefäße nicht vorhanden, wie sie überhaupt nirgends im Gefäßsystem der armaten Gephyreen gefunden worden sind.

Während wir nun bei gewissen Thalassemen eine extreme Ausbildung des Gefäßsystems des Kopflappens angetroffen haben, bewahrt dieses bei andern, für die als Beispiele *Th. neptuni* und *Th. mellita* Conn angeführt werden mögen, den gleichen einfachen Bau wie bei *Echiurus*. Dagegen sind die genannten beiden Arten wieder verschieden in der Ausbildung des Kopflappencöloms. *Th. mellita* schließt sich in dieser Beziehung ganz an *Echiurus* an, indem es ein die ganze Breite der Bauchseite des Kopflappens einnehmendes, niedriges Cölom besitzt. Bei *Th. neptuni* hingegen ist das Cölom auf die nächste Umgebung der Seitengefäße beschränkt, während es dazwischen vollständig fehlt. Ganz ebenso verhält sich in dieser Hinsicht *Bonellia*. Das entspricht den Befunden von Rietsch, abgesehen davon, daß die von diesem richtig auf Taf. XVIII, Fig. 37 und 40, sowie Taf. XXII, Fig. 112, abgebildeten Hohlräume um das Seitengefäß nicht, wie Rietsch annahm, durch Zerreißung entstandene Lücken sind, sondern ohne jeden Zweifel Cölomräume, an deren Wandung das Gefäß durch Frenula angeheftet ist und zwar wie bei allen andern Echiurideen der dorsalen bzw. lateralen mehr genähert als der gegenübergelegenen. Wenn das Bild, das Rietsch in seiner Fig. 115 bei 400facher Vergrößerung wiedergegeben hat, in bezug auf die Frenula einigermaßen dem Präparat entsprochen hat, so muß die histologische Erhaltung sehr viel zu wünschen übriggelassen haben. Wo diese gut ist, erkennt man an dem Ursprung der allerdings bei der Kleinheit des Objekts nur recht feinen Fäden deutlich den Anteil des Bindegewebes an ihrem Aufbau und nicht minder klar die scharfe Begrenzung der zwischen ihnen gelegenen Hohlräume. Gänzlich verkannt hatte bei *Bonellia* Greeff die Sache, indem er auf seiner Taf. XXII, Fig. 83, die Querschnitte des Seitengefäßes nebst dem des seitlichen Nervenstranges von einer gemeinsamen Höhle umschlossen zeichnet, während in Wirklichkeit wie immer der letztere gänzlich außerhalb des Cöloms bleibt. Als einzigen Inhalt der Cölomhöhlen finde ich außer zusammenhängenden oder durch den Schnitt losgelösten Vorsprüngen seiner Wandung wie bei *Echiurus* amöboide Zellen, während auch hier die kugelförmigen Cölomocyten, die das Rumpfcölom in Massen erfüllen, vollständig fehlen.

Weiter als bei *Thalassema* und *Bonellia* geht, soweit meine Kenntnisse reichen, die Reduktion des Kopflappencöloms im Vergleich mit dem des *Echiurus* bei den armaten Gephyreen nirgends, und ich möchte glauben, daß wir damit überhaupt die mögliche Grenze für die Beschränkung seiner Ausbildung vor uns haben. Soviel ich einzusehen vermag, dürfte kein andres Mittel in Frage kommen, wodurch die Streckung

des Kopflappens, dieses für das Leben der meisten Echiurideen, besonders für ihren Nahrungserwerb, daneben wohl für die Atmung und hin und wieder vielleicht auch für die Ortsbewegung so überaus wichtigen Körperteiles, bewirkt werden könnte als die Füllung der Cölomräume des Kopflappens mit Flüssigkeit, die ihrerseits nur aus dem Rumpfcölom stammen und auch bei Kontraktion des Kopflappens nur dorthin zurückgestaut werden kann. Wenn man an einer lebenden Echiuridee beobachtet, wie ungemeiner Verlängerung der Kopflappen fähig ist, die das Mehrfache der Länge erreichen kann, die das Organ dann zeigt, wenn das Tier nach einer Störung offenbar zur Ruhe gekommen ist, wie derselbe danach sich langsam immer mehr und mehr streckt, so wird man es für ausgeschlossen halten müssen, daß hierfür allein die Elastizität der Kopflappengewebe, namentlich des Bindegewebes, die Quelle sein könnte. Die Cölomräume des Kopflappens selber sind nicht derartig von Muskulatur umhüllt, daß durch diese die etwa in jenen allein enthaltene Flüssigkeit sollte vorwärts gepreßt werden können. Wäre das der Fall, so würden wir in der Wand der Cölomräume Ringmuskulatur zu erwarten haben, die aber sicher auch da fehlt, wo sie nach der Gestaltung jener vorhanden sein könnte, selbstverständlich dort, wo die letztere hierfür ganz ungeeignet ist. Gegen die Annahme, die wir soeben gemacht haben und die auch wohl als die herrschende gelten kann, spricht nun nichts andres als die Beobachtung, daß die Flüssigkeit, die wir in den Cölomräumen des Kopflappens antreffen, insofern nicht identisch mit der das Rumpfcölom erfüllenden ist, als wir darin immer und ausnahmslos gerade die für das letztere so charakteristischen zelligen Elemente, runde Cölomocyten und Geschlechtsprodukte, selbst die doch so kleinen Spermien, vermissen. Bestände eine offene Verbindung zwischen Kopflappen- und Rumpfcölom, dann müßte sie sich, hat man sich augenscheinlich gesagt, vor allem in der Gleichheit des Inhalts beider dokumentieren. Indem man nun aus der in Wirklichkeit sich darbietenden Ungleichheit die Folgerung gezogen hat, die Verbindung existiere nicht, ist man voreilig gewesen. Die anatomische Untersuchung lehrt mit voller Sicherheit, daß im Kopflappen Hohlräume vorhanden sind, die nach ihren Beziehungen zu den sie umgebenden Geweben, ihrer Durchsetzung mit charakteristischen Frenula, nach ihrem Inhalt, der, soweit überhaupt Blutgefäße bei der untersuchten Art existieren, aus solchen, ferner aus amöboiden Zellen besteht, sich klar als Cölomräume kennzeichnen. Daß darüber noch ernstlich ein Streit möglich sein sollte, halte ich für ausgeschlossen.

Selbstverständlich wäre es trotz des Nachweises ihrer Cölomnatur

nicht absolut notwendig, daß diese Hohlräume des Kopflappens mit dem Cölom des Rumpfes in offener Verbindung stehen. Aber zweierlei Beobachtungstatsachen schließen jeden Zweifel an dem Bestehen einer solchen aus, die allerdings beide nur für *Echiurus* beigebracht sind, nämlich einerseits der Nachweis des Zusammenhanges auf Sagittalschnitten und Querschnittserien, anderseits das Gelingen der Injektion der Cölomräume des Kopflappens vom Rumpfcölom aus. Dazu kommt als bedeutungsvolle Stütze hinzu die Überlegung, daß für die extreme Streckung des Kopflappens die Annahme einer Kommunikation nicht zu entbehren ist, noch weniger aber für die Rückstauung.

Derartige Erwägungen aber führen uns, wie mir scheint, wenn wir ihnen noch etwas weiter nachgehen, zu dem Schluß, daß für ein sicheres und tadelloses Funktionieren des Füllungs- und Entleerungsmechanismus die Ausschließung der gröberen Bestandteile des Cölominhaltes des Rumpfes aus den Kopflappenhöhlen eine Notwendigkeit ist. Diese sind ausnahmslos sehr eng, in schärfstem Gegensatz zu dem ungeheuer weiten Rumpfcölom. Es dürfte kaum denkbar sein, daß eine mit den Zellen des letzteren angefüllte Flüssigkeit, selbst wenn die Verbindungsöffnung für den Durchtritt weit genug wäre, ungehindert durch die engen Räume hin und zurückbewegt werden könnte. Bei der Existenz der immer in großer Zahl die Hohlräume durchsetzenden Frenula wären Verstopfungen ganz unausbleiblich, und diese müßten den Mechanismus außer Funktion setzen.

Und nun sind tatsächlich die Verbindungen zwischen Kopflappen- und Rumpfcölom durch besonders dicht stehende und kräftige, an Muskelfasern besonders reiche Frenula so eingeengt, daß sie einen Filterapparat darstellen, der sicher die runden Cölomocyten fernhalten wird, vollends die noch weit größeren Eizellen. Allerdings bleibt es dabei unaufgeklärt, was auch die so kleinen Spermien am Durchtritt verhindert. Es genügt natürlich nicht darauf hinzuweisen, daß solche immer nur eine Zeitlang im Cölom vorhanden sein werden; die Ballen der Spermatogonien und Spermatocyten, die man stets findet, sind groß genug, um auch durch das Filter zurückgehalten zu werden. Aber es ist ja bekannt, daß sie auch andre Öffnungen nicht passieren, für die sie gewiß nicht zu groß sein würden, wie die Trichter der Analschläuche, ferner daß sie lange im Cölom vorhanden sein können, ohne durch den Trichter der Nephridien in diese hineinzugelangen, was sie doch später immer sämtlich tun, so daß man zu gewissen Zeiten auch nicht mehr ein einziges im Cölom antrifft. Es muß also noch etwas andres vorhanden sein, was sie am Durchtritt durch Öffnungen ver-

hindert, als deren Weite. Mehr darüber zu sagen, scheint mir einstweilen kaum möglich. In bezug auf die amöboiden Zellen, die sich in den Cölomräumen des Kopflappens finden, habe ich schon oben (S. 351) ausgesprochen, daß es nicht zu entscheiden ist, ob diese, so zu sagen, ihre Heimat sind oder ob sie mit der Flüssigkeit oder etwa durch ihre aktiven Bewegungen aus dem Rumpf in den Kopflappen hineingelangt sind. Jedenfalls ist ihre Menge nie so groß, daß sie für die Hin- und Herbewegung der Flüssigkeit ein Hindernis dürften darstellen können, zumal da sie ja die Fähigkeit haben, sich durch ihre Pseudopodien an den Wänden festzuhalten und jene an sich vorbeistreichen zu lassen.

II. Die Muskulatur.

Weitere Meinungsverschiedenheiten bestehen zwischen Rietsch und mir in bezug auf die Muskulatur des Kopflappens. Er schreibt S. 131: »La musculature a été décrite en détail (p. 469): je dirai seulement que Spengel a oublié les fibres transversales qui accompagnent les minces fibres longitudinales sous-épidermiques (*f″t″*, fig. 123), et qu'il considère ces dernières comme provenant de l'assise musculaire longitudinale du tronc, ce qui ne me paraît pas probable. Quant aux fibres horizontales, la bande dorsale (*ft*) est regardée comme la continuation de l'assise musculaire externe annulaire des téguments, la bande ventrale (*f′t′*) comme la continuation de l'assise interne oblique. J'ai déjà dit qu'à mon avis cette dernière ne penètre pas du tout dans la trompe. Je serais plus disposé à admettre que ces bandes proviennent toutes deux de l'assise annulaire externe des téguments, quoique celle-ci paraisse, chez la Bonellie et le Thalasseme, s'arrêter net à la base de la trompe. Les fibres longitudinales se ramifient fréquemment et échangent leurs fibrilles; à l'extrémité antérieure elles sont entrelacées avec les autres couches musculaires dans le voisinage de l'arc nerveux transversal. Les muscles dorsoventraux paraissent correspondre à des fibrilles isolées; chaque contient un noyau allongé dans un amas protoplasmatique.«

Nicht besonderen Wert hatte ich, als ich dies las, anfangs auf das angebliche Übersehen feiner Quermuskeln gelegt, welche die subepidermalen Fasern begleiten sollten. Allerdings war es mir niemals klar, woran Rietsch die Existenz dieser Fasern auf der dorsalen Seite, wo sie nach seiner Beschreibung (S. 124) »très rares« sein sollten, überhaupt wollte erkannt haben, da ja unmittelbar darunter die auch von mir beschriebene dorsale Quermuskulatur liegt, von der sich andre ihr

nicht angehörige schwerlich dürften sondern lassen, es müßte denn sein, daß die in Rede stehenden Fasern außerhalb der Längsfasern sich fänden, wofür die Worte «sur toute la périphérie, dans le voisinage de l'épithelium» in der Tat sprechen könnten. Aber RIETSCH hat zum Glück von den Fasern der ventralen Seite in der zitierten Figur eine ganz deutliche Abbildung gegeben, und diese läßt keinen Zweifel darüber, daß sie nicht zwischen Epidermis und Längsfaserschicht zu suchen sind, sondern nach innen von der letzteren. Die Fig. 123 ist eine Abbildung des lateralen Teiles eines Querschnittes durch den Kopflappen von *Echiurus*. Hier sieht man nun deutliche Muskelfasern in der bezeichneten Lage, namentlich reichlich unterhalb der seitlichen Cölomerweiterung, während die Buchstaben *t'' l''* auf eine einzelne Faser hinweisen, die sich von dort noch bis an den linken Rand der Figur erstreckt. Es ist nun leicht sich davon zu überzeugen, daß die zahlreichen Fasern tatsächlich vorhanden sind. Ebenso sicher existieren solche Fasern an einer andern Stelle der Bauchseite des Kopflappens, nämlich in dem für *Echiurus echiurus* charakteristischen verdickten Längswulst. An andern Stellen aber fehlen sie ganz gewiß, nicht nur auf der ganzen dorsalen Seite, sondern auch am Seitenrande, und auf der ventralen Seite sind sie ausschließlich an den bezeichneten Orten vorhanden, also seitlich, unterhalb der die Seitengefäße enthaltenden erweiterten Cölomabschnitte und in der Mitte, hier jedoch nur im Bereiche des Längswulstes, also wo ebenfalls das Cölom erweitert ist, während sie überall sonst fehlen. Sie haben danach unzweifelhaft eine besondere Aufgabe zu erfüllen, wodurch es weiter von vornherein wahrscheinlich gemacht wird, daß sie nicht eine eigne Muskelschicht darstellen, sondern besonders ausgebildete Teile andrer. Das wird nun auch durch eine genauere Untersuchung ihres Verlaufes auf geeigneten Schnitten bestätigt, nämlich auf feinen Querschnitten, die mit Eisenhämatoxylin kräftig gefärbt sind, so daß die Fasern gut hervortreten. An solchen sieht man mit aller nur wünschenswerten Deutlichkeit, daß alle Fasern durch die das Cölom durchsetzenden Trabekel hindurch auf dessen ventrale Seite gelangen und sich erst hier mehr oder weniger dem Epithel parallel legen, so daß sie den Eindruck von Horizontal- oder Querfasern machen. Und ihre weitere Verfolgung oberhalb der Trabekel lehrt, daß es sich um Fasern verschiedener Herkunft handelt, nämlich teils um dorsoventrale, teils um Fasern der oberhalb des Cöloms liegenden Querfaserschicht. In den Längswulst hinein treten sie von rechts und von links und ziehen, einander in gewisser Weise etwas unregelmäßig durchflechtend, bis

gegen die höchste Kante desselben. Auf meinen früheren Abbildungen von Querschnitten dieser Teile (Taf. XXVI, Fig. 45 u. 48) habe ich eine Anzahl dieser Fasern in ihrer Verlaufsrichtung richtig dargestellt, ohne aber auf ihre Herkunft einzugehen, die ich auch heute nicht durch Abbildungen belegen will.

Was mich veranlaßt hat, auf diesen geringfügigen Punkt, in dem Rietsch eine Berichtigung meiner Schilderung glaubt anbringen zu sollen, mit einer ihm kaum zukommenden Ausführlichkeit einzugehen, war keineswegs der Ehrgeiz, auch nicht den leisesten Zweifel an der Zuverlässigkeit und Vollständigkeit meiner früheren Angaben aufkommen zu lassen, sondern der Umstand, daß, wie ich bereits angedeutet habe, diese Muskelfasern augenscheinlich eine Aufgabe zu erfüllen haben. Die des Wulstes müssen in ihrer Weise dazu beitragen, dessen Gestalt zu verändern. Näher sind wir ja über dessen Funktionen bis jetzt nicht aufgeklärt. Vielleicht hat das hohe Epithel, daß die abschüssigen Seitenwände desselben bekleidet, eine besondere Aufgabe. Die Erweiterung des The Cöloms, der der Wulst zum großen Teile seine Entstehung verdankt, läßt ihn erheblich schwellbar erscheinen, und dem werden die Schrägmuskelfasern entgegenarbeiten, während anderseits durch den starken Längsfaserkiel eine Verkürzung des ganzen Apparats wird herbeigeführt werden müssen. Die Fasern aber, die in den Seitenteilen des Kopflappens auf die ventrale Seite des Cöloms treten und sich hier am Rande anheften, müssen eine Bewegung dieses letzteren bewirken, zusammen mit den ausstrahlenden Fasern der dorsalen und ventralen Quermuskelschicht, deren Verlauf in der Seitengegend Rietsch durchaus zutreffend beschrieben hat. Diese Bewegungen der Seitenränder des Kopflappens sind im Leben bei *Echiurus* außerordentlich lebhaft und treten sicher bei den meisten armaten Gephyreen ebenso auf. Sie dürften bei der Aufnahme der Nahrung durch den Kopflappen von Bedeutung sein und bei den Formen, denen dieser auch bei der Fortbewegung dient, dabei ebenfalls eine Rolle spielen. Aber ich vermute, daß dies allein das Verhalten der Muskulatur nicht vollständig erklärt und die Aufgabe der Bewegung ist, sondern daß ein wichtiger Zusammenhang besteht mit der Existenz zahlreicher Nervenendapparate am Seitenrande des Kopflappens. Näher auf diese einzugehen, liegt außerhalb des Zieles des gegenwärtigen Aufsatzes. Ich will nur erwähnen, daß auch bei andern Würmern, z. B. Anneliden, solche Organe mit kräftigen Muskelapparaten versehen sind, durch die sie von der Oberfläche zurückgezogen werden können (s. besonders Eisig's Untersuchungen an Capitelliden). In entsprechendem

Zustande werden auch bei *Echiurus* häufig die Sinnesorgane des Kopflappenrandes angetroffen und zwar so tief, daß dieser starke Längsfalten aufweist, an deren Grunde man die Organe sieht.

Die übrigen Einwände von Rietsch beziehen sich auf die Herleitung der Muskelschichten des Kopflappens von denen des Rumpfes, über die ich kurze Angaben gemacht habe, meistens ohne sie näher zu begründen, wozu damals eine besondere Veranlassung nicht vorlag. Jetzt nötigen mich die von Rietsch geäußerten Zweifel dazu. Dieser geht auch in bezug auf die Kopflappenmuskulatur wieder von *Bonellia* und *Thalassema neptuni* aus und hat offenbar das Bestreben, die Verhältnisse bei *Echiurus* auf der für jene gewonnenen Grundlage zu beurteilen, während nach meinen obigen Erörterungen (S. 343—344) der umgekehrte Weg der richtigere gewesen sein würde. So kommt es denn, daß wir nur über einen Punkt einig sind, nämlich darüber, daß sich die Längsmuskelschicht des Rumpfes in den Kopflappen fortsetzt, wohingegen Rietsch für *Bonellia* und *Th. neptuni* versichert, die äußere Ring- und die innere Schrägfaserschicht des Rumpfes dringe nicht in den Kopflappen ein. Trotzdem hält er es für möglich, daß die beiden Quermuskellagen des Kopflappens von *Echiurus* «proviennent toutes les deux de l'assise externe des téguments, quoique celle-ci paraisse, chez la Bonellie et le Thalasseme, s'arrêter net à la base de la trompe».

Was nun zunächst die dorsale Querfaserlage anbetrifft, so kann ich nach meiner neuerlichen Untersuchung von Sagittalschnitten sowohl für *Echiurus* als auch für *Thalassema neptuni* und *Th. mellita* mit voller Sicherheit behaupten, daß sie ohne Unterbrechung an der Basis des Kopflappens in die äußere Ringmuskelschicht des Kopflappens übergeht und daher ohne jeden Zweifel nichts als dessen Fortsetzung ist (für *Echiurus* s. Fig. 1).

Sehr viel schwieriger ist es zu entscheiden, ob die ventrale Quermuskellage, wie ich angegeben habe, eine Fortsetzung der inneren Muskelschicht des Rumpfes ist. Nur so viel ist mit voller Gewißheit ohne Mühe festzustellen, daß von einer Zugehörigkeit zur äußeren Muskelschicht unter keinen Umständen die Rede sein kann. Warum Rietsch geneigt gewesen ist, diese für wahrscheinlicher zu halten, kann ich nicht verstehen. Zwischen den beiden Quermuskellagen liegt auch an der Basis immer die Längsmuskulatur in ihrer ganzen Dicke. Dagegen könnte eine andre Herleitung der ventralen Lage in Frage kommen, an die Rietsch gar nicht gedacht zu haben scheint, obwohl sie, wie wir sehen werden, für *Thalassema neptuni* den Tatsachen entspricht.

Aber anders liegen die Dinge bei *Echiurus*. Hier fehlt im vordersten Teil des Pharynx Ringmuskulatur fast ganz. Dagegen ist die Mundhöhle mit einem starken Sphincter ausgestattet. Und an diesen legt sich auf Sagittalschnitten die ventrale Quermuskellage des Kopflappens so eng an, daß man in dieser eine Fortsetzung jenes erblicken kann. Aber bei keinem der beiden Objekte führt die Untersuchung von Sagittalschnitten, so klare Bilder sie in mancher Hinsicht auch geben, für sich allein zu einer befriedigenden Aufklärung, sondern ist eine sorgfältige Vergleichung von Schnittserien in transversaler, sagittaler und horizontaler Richtung unerläßlich. Wir werden mit einer eingehenden Betrachtung der Querschnitte von *Echiurus* beginnen.

Die in Fig. 3 wiedergegebene Photographie eines in geringer Entfernung vor den Bauchborsten gelegten Querschnittes durch den Rumpf zeigt den Pharynx, der durch zahlreiche kurze Frenula an der Cölomwand befestigt ist, etwa in der Gestalt eines quergestellten Rechtecks. Seine ungemein dünne Ringmuskulatur ist nicht zu erkennen. Außen darauf befindet sich eine dünne Lage von Längsmuskelfasern, von der durch die Frenula Bündel gegen die Peripherie abgehen. Das enge Cölom ist umgeben von der dicken Rumpfmuskulatur, die aus einer sehr mächtigen Längsfaserlage, einer etwa ein Drittel so starken äußeren Ringfaserlage und einer inneren Lage besteht, deren Fasern in sehr verschiedenen Richtungen verlaufen: dies sind die hier in etwas unregelmäßiger Weise verfilzten inneren Schrägmuskeln.

Die nächste Fig. 4, ein etwa durch die Grenze von Rumpf und Kopflappen geführter Schnitt, hat uns an den Übergang des Pharynx in die Mundhöhle geführt. Auf der ventralen Seite des noch sehr breiten Darmes entspringen bereits die für die letztere charakteristischen Epithelfalten; auch sind schon Fasern des Sphincters getroffen, wenn auch noch spärliche. Das Cölom ist nur auf der ventralen Seite von reichlicheren Frenula durchsetzt. In ihm liegen, wie erwähnt sei, ebenso wie im vorigen Schnitte, Anschnitte zahlreicher stark geschrumpfter Eizellen, die also bis hierhin noch ins Cölom hineinreichen, aber nicht wesentlich darüber hinaus nach vorn. Bedeutend schwächer geworden ist die Rumpfmuskulatur: nur auf der ventralen Seite sieht man die innere Schrägmuskulatur noch deutlich, ununterbrochen unter dem Bauchmark hindurchziehend; seitlich aber und dorsal ist sie nur durch einen ganz dünnen Saum vertreten.

Nun folgen vier Querschnitte (Fig. 5—8), die sämtlich die Mundhöhle getroffen haben, einen kleinen, nahezu kreisrunden Kanal, dessen

sternförmiges Lumen durch die vorspringenden Epithelfalten bedingt ist. Die Wand ist von einem starken Sphincter umschlossen, dessen Fasern unregelmäßig durcheinander gewirrt sind. In den beiden vordersten Schnitten, Fig. 5 und 6, beginnt er auf der ventralen Seite bereits zu schwinden. Sehr wichtige Veränderungen aber sind in bezug auf das Cölom und die dasselbe umschließende Muskulatur eingetreten. Nach ihrem Aussehen auf dem hintersten der Schnitte, Fig. 5, möchte man sie noch ohne weiteres für Rumpfmuskulatur erklären: wir sehen sehr deutlich drei Schichten, äußere Ring- und Längsmuskulatur wieder fast ebenso stark wie auf dem Schnitt durch den Pharynx, und nach innen von dieser eine Lage von Fasern, die, etwas einander durchflechtend, ganz den Eindruck machen, als müßten sie die innere Schrägmuskulatur sein. Aber einerseits hat diese Schicht auf Schnitten zwischen den in Fig. 4 und 5 abgebildeten sicher ganz gefehlt; anderseits ziehen die Muskeln auf der ventralen Seite nicht wie die Schrägmuskulatur des Rumpfes unter dem Bauchmark hindurch, sondern gehen dorsal davon darüber hinweg. Das wird noch viel deutlicher auf den weiter vorn geführten Schnitten, die uns außerdem diese Fasern zu einem mächtigen Filz entwickelt zeigen, in dem die meisten einen annähernd ringförmigen Verlauf nehmen, so daß man ihnen wohl eine sphincterartige Wirkung wird zuschreiben müssen, die vielleicht die des Mundhöhlensphincters unterstützt. Aber beide sind durch eine deutliche Lage von Bindegewebe voneinander getrennt, und ob ihre Fasern wirklich einmal ineinander übergehen, ist kaum zu entscheiden. Der besondere Verlauf der Fasern des beschriebenen Filzes hängt von den hier vorhandenen Resten des Cöloms ab. In Fig. 6 ist dieses noch ganz leicht erkennbar: gegenüber dem voraufgegangenen Schnitt durch den Übergang von Pharynx und Mundhöhle, Fig. 4, konstatieren wir hier, daß wieder zahlreiche, zum Teil sehr dicke, meist aber auch nicht so regelmäßig radiär wie im Rumpfe angeordnete Frenula aufgetreten sind, durch die das Cölom auf enge und unregelmäßig gestaltete Lücken reduziert ist, zwischen denen die Muskelfasern der Frenula hindurchziehen. Je weiter wir in den Schnitten nach vorn gehen, um so mehr verbreitern sich und verschmelzen diese Frenula, bis eben der Muskelfilz ihre Stelle einnimmt.

Die Cölomreste und im besonderen der über dem Bauchmark gelegenen sind schon oben (S. 349) eingehend besprochen worden.

Weitere Veränderungen konstatieren wir in dem vordersten der vier die Mundhöhle treffenden Schnitte (Fig. 8), der bereits, auf der linken Seite unterhalb der Mundhöhle, den Mundtrichter angeschnitten

zeigt. Hier ist der Muskelfilz bis auf Reste, die nur auf der dorsalen Seite erheblich sind und jeden Zweifel über die Deutung ausschließen, reduziert. Diese umgeben als ein vollständig geschlossener Ring, der auf seiner Unterseite dorsal vom Bauchmarke hinzieht, das Cölom, das jetzt wieder in erheblicher Weise sichtbar geworden ist, besonders zu beiden Seiten der Mundhöhle. Das Bauchmark und das Bauchgefäß nebst der es beherbergenden Cölomlücke sind bedeutend breiter geworden: wir befinden uns dicht hinter der Stelle, wo die Gabelung beider erfolgt. Die Längsmuskulatur hat sehr an Mächtigkeit zugenommen, und zugleich hat sie begonnen sich in Bündel zu scheiden, zwischen denen Bindegewebe auftritt. Es fängt hier der typische Zustand der Längsmuskulatur des Kopflappens an.

In dem nächstfolgenden Schnitt (Fig. 9) ist die Gabelung von Bauchmark und Bauchgefäß zustande gekommen. Gleichzeitig vollzieht sich der Übergang der Mundhöhle in den sehr viel breiteren Mundtrichter, in den zunächst noch die Epithelfalten der ersteren hineinragen. Das Cölom erstreckt sich deutlich um den ganzen Mundtrichter herum, auf der dorsalen und ventralen Seite eng, auf der letzteren die beiden Gefäßschenkel einschließend, während es zu den Seiten noch recht weit ist, von verschiedenen Gewebsbalken überall durchsetzt.

Mit dem Schnitt Fig. 10 sind wir schon in der offenen Höhle des Mundtrichters angelangt. Sonst sind große Veränderungen nicht eingetreten. Es sei nur erwähnt, daß die die Gefäßschenkel einschließenden Cölomlücken hier wie an vielen anderen Stellen seitlich durch Scheidewände von kurzer Ausdehnung von den benachbarten abgegrenzt sind. Ferner bemerken wir eine starke Erhebung der ventralen Teile der Mundtrichterwand und eine ähnliche Verdickung auf der dorsalen Seite. Letztere ist der Anfang des Längswulstes, der bis mehr oder weniger weit über die Unterlippe an der ventralen Seite des Kopflappens hinaufzieht. Hier ist er noch deutlich aus zwei seitlichen Hälften gebildet, und auch das Cölom ist in der Medianlinie unterbrochen. Später erfolgt eine Auflösung der trennenden Scheidewand, und der Wulst wird zu einem etwas zugeschärften Kiel, wie ich ihn früher beschrieben hatte. Den ventralen Wulst aber habe ich früher nicht erwähnt. In ihn hinein erstrecken sich, wie der nächste abgebildete Schnitt, Fig. 11, zeigt, ebenfalls Fortsetzungen des Cöloms, die bis in die Nähe seines Epithels vordringen. In der Mitte sind sie durch eine mächtige Scheidewand voneinander getrennt, die von dem die Hauptmasse des Wulstes darstellenden Bindegewebe gebildet wird.

Die beiden Cölome der rechten und linken Seite sind also hier ganz voneinander getrennt. Dahingegen zieht die nach außen von ihnen gelegene Muskelschicht noch vollkommen ringförmig um den Mundtrichter herum. Auf der ventralen Seite verflechten ihre Fasern sich, indem die von beiden Seiten her kommenden sich ungefähr in der Medianlinie überschneiden.

Das sowie das Auseinanderrücken der Nerven- und Gefäßschenkel zeigt sich in gesteigertem Maße noch in dem letzten der abgebildeten Schnitte (Fig. 12), der dicht hinter dem Rande der Unterlippe durch den Kopflappen geführt ist. Der ventrale Lippenwulst ist breiter und bedeutend flacher geworden. Was diesen Schnitt von einem durch die vorderen Teile des Kopflappens noch unterscheidet, ist wesentlich nur das Vorhandensein der Unterlippe, die den Trichter eben ventral ganz abschließt. Diese wird dadurch unterbrochen, daß die schon auf mehreren der voraufgegangenen Schnitte (von Fig. 9 an) sichtbare ventrale Furche der Haut immer tiefer wird und schließlich den Lippenwulst in zwei Teile zerschneidet. Damit ist der im Bereiche der Unterlippe ringförmig geschlossene Kopflappen zu einem sichelförmigen, ventral geöffneten geworden. Die Verhältnisse des Cöloms sind in den letzten besprochenen Schnitten schon durchaus die bekannten des übrigen Kopflappens. Was uns interessiert, ist, daß in dem geschlossenen Teile auch die Muskelschichten des Kopflappens ringförmig sind, indem äußere Ring-, Längs- und innere Muskelschicht auf der ventralen Seite ohne Unterbrechung ineinander übergehen, ferner, daß wir wie im Rumpfe drei aufeinanderfolgende Muskelschichten finden. Nachdem mit voller Evidenz hat gezeigt werden können, daß die beiden äußeren dieser Schichten die ununterbrochene Fortsetzung der beiden äußeren Muskelschichten des Rumpfes sind, gewinnt natürlich meine ursprüngliche Annahme an Wahrscheinlichkeit, daß auch die nach innen davon sich anschließende Schicht der inneren Schrägfaserschicht entsprechen werde, zumal da sie wie diese auch im Kopflappen unmittelbar außerhalb des Cöloms gelegen ist, das seinerseits wiederum einwandsfrei als eine Fortsetzung des Rumpfcöloms erkannt worden ist.

Dennoch muß zugegeben werden, daß gewisse Unterschiede vorhanden sind. Wenig Wert würde ich in diesem Zusammenhange auf den Faserverlauf legen. Es ist zwar nicht nachgewiesen, daß die Fasern der inneren Muskellage des Kopflappens den eigentümlichen Schrägverlauf zeigen, wie er für die der inneren Muskelschicht des Rumpfes charakteristisch ist. Ich vermag das meinerseits nicht zu konstatieren, obwohl die Untersuchung auf Schnitten, auf die ich

mich beschränkt habe, vielleicht nicht ausreichend ist, um diese Frage sicher zu entscheiden. Anderseits will ich mich nicht darauf berufen, daß in der Literatur verschiedene Angaben vorliegen, es gäbe Echiurideen, bei denen die Fasern der inneren Muskellage des Rumpfes nicht schräge, sondern ringförmig seien. Ich habe eine ganze Reihe von Fällen nachuntersucht und die Angabe nie bestätigen können. Soweit ich bis jetzt weiß, ist nur bei *Urechis* wirklich eine innere Ringmuskulatur vorhanden. Weicht nun auch diese Gattung in den bereits oben (S. 356) erörterten Punkten recht erheblich von allen andern bis jetzt bekannten Echiurideen ab, so zeigt sie doch in sehr vielen andern eine sehr weitgehende Übereinstimmung entweder mit den übrigen Echiurideen überhaupt oder im besondern mit gewissen Formen, so mit *Echiurus* in der Existenz von Analborsten, die am Hinterende des Rumpfes in einer bogenförmigen, an der Ventralseite offenen Reihe angeordnet sind, mit zahlreichen *Thalassema*-Arten in dem Besitz von zwei bis drei Paaren von Nephridien, die mit gleichen »Spiraltuben« versehen sind, mit der Gesamtheit der Echiurideen in den Hauptzügen der Gliederung des Darmkanales, dessen einer Abschnitt mit einem Nebendarm ausgestattet ist, im Bau der Analschläuche und ihrer Trichter, der Ventralborsten und ihres Muskelapparates usf. Unter diesen Umständen kann ich nicht so weit gehen, aus den vorhandenen Abweichungen den Schluß zu ziehen, daß *Urechis* überhaupt nicht zu den Echiurideen gehöre, sehe mich vielmehr zu der Annahme berechtigt, daß in jenen besondere Modifikationen der typischen Echiurideenorganisation zu erblicken sind. Das muß auch von der inneren Muskelschicht gelten. Darin werde ich noch weiter bestärkt durch deren Verhalten an gewissen Körperstellen. Durch PH. SEITZ (1907, S. 328, Taf. XXIX, XXX, Fig. 12, 19, 22), wissen wir, daß im Vorderkörper die Fasern beider Ringmuskellagen auf der ventralen Seite in Verbindung treten und sich kreuzen, d. h. sich ebenso verhalten wie bei andern Echiurideen, deren innere Muskelschicht aus Schrägfasern besteht. Das scheint mir ein deutlicher Hinweis auf eine bei *Urechis* eingetretene Umbildung des typischen Verhaltens zu sein. Wenn aber angenommen werden darf, daß bei einer einzelnen Gattung eine solche im Rumpfe möglich war, so ist nicht einzusehen, warum sie nicht allgemein sollte im Kopflappen eingetreten sein können, wo ja infolge der Gestalt dieses Körperteiles die mechanischen Verhältnisse ganz andre sind als im Rumpfe. Der in dieser Hinsicht bestehende Unterschied würde demnach nicht imstande sein, mich zu einem Zweifel an der Richtigkeit meiner früher vertretenen Ansicht zu nötigen. Allerdings kommt noch

hinzu das abweichende Lagerungsverhältnis gegenüber dem Bauchmark. Da aber im Kopflappen dieses bzw. seine Schenkel in das Bindegewebe und die Längsmuskulatur verlagert erscheinen, während das Bauchmark im Rumpfe innerhalb des Cöloms gelegen ist, so wird ja damit notwendig auch eine Durchbrechung der inneren Muskelschicht die Folge gewesen sein, die nach dieser an die dorsale Seite des Bauchmarks zu liegen kommen mußte. Endlich darf nicht zu großes Gewicht darauf gelegt werden, daß ich in meiner obigen Darstellung des Muskelfilzes, der sich nach vorn hin in die innere Ring- und schließlich Quermuskulatur des Kopflappens fortsetzt, diesen habe durch ein Zusammenfließen der zahlreicher gewordenen und unregelmäßig sich anordnenden Frenula sich bilden lassen. Das geschah zunäscht im Interesse der Beschreibung der in der Schnittserie sich zeigenden Veränderungen und besonders der Cölomreste, aber daß an der Bildung des Muskelfilzes mehr oder weniger zahlreiche von Haus aus ringförmig verlaufende Fasern beteiligt sein können, kann schwerlich als unwahrscheinlich bezeichnet werden. Überdies sind die Frenula nicht Bildungen mit einer eignen Muskulatur, sondern ihre Fasern sind immer aus benachbarten Muskelschichten abgezweigt und eigentlich diesen zuzurechnen. Und damit würde auch der letzte Grund wegfallen, soweit die Ergebnisse der Untersuchung von Querschnittserien darüber einen Aufschluß geben können, in der ventralen Quermuskelschicht des Kopflappens nicht eine Fortsetzung der inneren Schrägmuskulatur des Rumpfes zu erblicken, wenn nicht die vorhin erwähnte kurze Strecke existierte, wo zwischen jenen beiden Muskelschichten eine tatsächliche Unterbrechung sich findet.

Wir wollen uns deshalb nunmehr, um genauer festzustellen, wie es sich mit dieser verhält, zur Betrachtung von Längsschnitten wenden. Besser als Sagittalschnitte, von denen die allein brauchbare Durchschnitte der Muskelschichten bietenden annähernd medianen auch die diesen nahe liegenden Längsschnitte des Bauchmarkes sowie des ventralen und dorsalen Gefäßstammes enthalten, eignen sich Horizontalschnitte. Zunächst betrachte man, um sich zu orientieren, erst noch einmal den in Fig. 1 abgebildeten medianen Sagittalschnitt, von dem schon oben (S. 346) die Rede war. Der Bauch ist nach rechts, der Rücken nach links gewandt. Geeignete Horizontalschnitte müssen annähernd in der Richtung Mundtrichter, Mundhöhle und Pharynx geführt werden, und davon sind wieder nur diejenigen, die durch diese Teile des Verdauungsrohres gegangen sind, für unsre Zwecke brauchbar, weil sie allein von den Ringmuskellagen reine Querschnitte

zeigen. Bei etwas stärkerer Vergrößerung sind in Fig. 13 die rechte und linke Hälfte eines solchen Horizontalschnittes photographiert. Sie geben nur das Übergangsgebiet von Rumpf und Kopflappen wieder, unten den Vorderteil des Pharynx, der hier voll Nahrung ist, darüber die leere Mundhöhle und über dieser den Anfang des Mundtrichters. Verfolgen wir nun die Muskelschichten des Rumpfes von unten nach oben gegen den Kopflappen, so sehen wir zunächst ganz deutlich, daß die äußere Ringmuskelschicht etwa in der halben Länge des Bildes sich bis auf wenige Fasern verdünnt. Das ist der Fall an der Stelle, wo auf dem eben besprochenen Sagittalschnitt die Grenzfurche gelegen war, die an diesem Objekte nicht sehr ausgebildet ist. Auf der gleichen Höhe erscheint auch die Längsmuskulatur zwar nicht so stark verdünnt wie die Ringmuskelschicht, aber doch deutlich verschmächtigt, ehe sie im Kopflappen beginnt sich fächerförmig auszubreiten. Endlich sehen wir im Rumpfe die Querschnitte einer etwas weniger regelmäßigen und stellenweise in Bündel gesonderten Muskellage, an das Cölom angrenzend und von ihr ausgehend eine Anzahl von Frenula, die sich an den Pharynx begeben. Dies ist die innere Schrägmuskulatur. Diese Schicht kann man im Gegensatz zu den beiden andern nicht ohne Unterbrechung in den Kopflappen hinein verfolgen, sondern nur bis an einen Punkt etwa auf der Höhe der Autotomiestelle. Auf der linken Hälfte des Präparats ist dicht darüber eine beträchtliche Erweiterung des Cöloms sichtbar, während dieses auf der rechten von geringerer Ausdehnung, aber doch sehr deutlich ist. Etwa so weit, wie diese Cölomstrecken reichen, fehlt die Muskelschicht gänzlich. Eine kurze Strecke weiter nach oben aber, auf der linken Seite noch im Bereiche der Cölomerweiterung, treten abermals Muskelquerschnitte auf. Erst sind es wenige. Hier ziehen von ihnen einige muskulöse Frenula zum Darm, etwa auf der Grenze von Pharynx und Mundhöhle. Darauf zeigt sich eine starke Vermehrung der Faserquerschnitte, deren Masse an ihrer dicksten Stelle ganz nahe an den Sphincter der Mundhöhle herantritt. Alles ist wesentlich ebenso auf der rechten Seite, nur daß sich hier ein weiter Cölomfortsatz zwischen die in Rede stehende Fasermasse und den Sphincter hinaufschiebt. Diese Fasermassen sind der von den Querschnitten her bekannte Muskelfilz, was weiter dadurch bestätigt wird, daß er sich nach oben in die innere Ringfaserschicht des hinteren Teiles des Kopflappens fortsetzt. Wir haben demnach konstatiert, daß im Einklang mit den Befunden an der Querschnittserie die inneren Schrägfasern am Vorderende des Rumpfes Halt machen, aber nur auf einer ganz kurzen Strecke unterbrochen

sind, um gleich vor dieser wieder aufzutreten, sich zum Muskelfilz auszubreiten und schließlich in die Ringfaserschicht des Kopflappens überzugehen.

Aber wir sind doch um einen kleinen, indessen wichtigen Schritt weiter gekommen, indem es uns gelungen ist, den Punkt der Unterbrechung sicher zu lokalisieren. Dieser befindet sich dort, wo der Kopflappen autotomisch abgeworfen werden kann. Über den Mechanismus, der dies ermöglicht, wußte man bis jetzt nichts. Ich selber hatte früher (1880, S. 520) an die längst bekannte Tatsache erinnert und im Anschluß daran erwähnt, daß *Echiurus* die Fähigkeit besitze, den verloren gegangenen Kopflappen zu regenerieren. Nach meinen oben mitgeteilten Befunden ist die Abwerfungsstelle eine ringförmige Zone, in der eine weitgehende Verdünnung der Muskelschichten besteht. Daran nehmen alle drei Schichten des Hautmuskelschlauches teil. Was die äußere Ringfaserschicht anbetrifft, so sei erwähnt, daß mir eine Sagittalschnittserie vorliegt, wo diese in der Abwerfungszone so dünn ist, daß es starker Vergrößerungen bedarf, um sich zu überzeugen, daß nicht eine Unterbrechung, sondern nur eine Reduktion auf eine Lage von wenigen Fasern eingetreten ist. Ebenso ist auf diesen Präparaten die Verschmächtigung der Längsmuskelschicht noch viel erheblicher als auf den abgebildeten. Die innere Muskelschicht endlich ist unterbrochen, wobei es natürlich ganz gleichgültig ist, ob der Muskelfilz als eine Fortsetzung derselben Schicht oder als eine dem Kopflappen eigne Muskulatur beurteilt wird. Und hier ist ferner, worauf ich bei Beschreibung der Fig. 4, eines Querschnittes, der fast in ganzer Ausdehnung durch die Autotomiezone geführt worden ist, schon hingewiesen habe, das System der Frenula stark reduziert, daher ein verhältnismäßig freier Cölomraum vorhanden, der eine kräftige Kontraktion der benachbarten Ringmuskulatur zu voller Wirkung kommen lassen wird, die vermutlich noch unterstützt wird durch den Zug der Fasern des Muskelfilzes. Die Folge davon ist eine Zerreißung der Längsmuskelfasern, der dann die Trennung der Bündel der geschwächten Ringfaserschicht folgen wird. Die weitere Zerreißung des Darmes wird um so leichter eintreten müssen, als diese im Bereiche des Pharynx erfolgt, und zwar ganz dicht hinter der Mundhöhle, wo die Längsmuskelschicht ungemein schwach ist. Auffallend ist natürlich dabei, daß selbst das doch relativ dicke und feste Bauchmark der Durchtrennung anscheinend kein erhebliches Hindernis entgegensetzt. Jedenfalls ist es, wie bereits erwähnt, Tatsache, daß bei der Autotomie ein über 1 mm langer Teil desselben regelmäßig mit

der Unterlippe abgeworfen wird. Daß das wichtigste Moment in dieser Autotomie die Zerreißung der Längsmuskulatur ist, die allein geeignet sein könnte, einen festen Zusammenhang von Rumpf und Kopflappen darzustellen, liegt auf der Hand. In dieser Beziehung ist das in Sagittalschnitte zerlegte Objekt besonders lehrreich, insofern diese zeigen, daß, obwohl der Zusammenhang des Kopflappens mit dem Rumpfe noch nicht gestört ist, doch auf vielen der Schnitte an der Autotomiestelle bereits eine Zerreißung von Längsmuskelfasern stattgefunden hat. Die Epidermis und die Ringmuskulatur gehen noch ganz ununterbrochen über diese Stelle hinweg.

Der Nachweis aber, daß die Unterbrechung der inneren Muskelschicht in die Autotomiezone fällt, ist wieder für unsre Frage, ob diese als ein Argument gegen die angenommene Einheitlichkeit der Schicht verwendet werden darf, von Bedeutung. Nach dem Dargelegten werden wir die Unterbrechung als eine Anpassung an die Autotomie beurteilen dürfen, womit sie einen sehr verminderten Wert in morphologischer Hinsicht erhält. Daß gerade die Schrägmuskelschicht im Interesse der Autotomie eine Unterbrechung erleiden mußte, während in der äußeren Ringmuskulatur eine erhebliche Verdünnung dem Zwecke genügen konnte, scheint mir einleuchtend zu sein. Zwar wissen wir über die Bedeutung, die dem schrägen Verlauf der Muskelfasern in der inneren Schicht des Rumpfes zukommt, bis jetzt kaum irgend etwas. Aber das dürfte klar sein, daß durch ihren Verlauf schräg über die Längs- und Ringfasern hinweg dem Hautmuskelschlauch eine größere Zugfestigkeit verliehen werden muß. In der Autotomiezone aber mußte eben diese vermieden werden. Mir scheint, daß das kaum anders als durch eine Unterbrechung der inneren Muskelschicht hätte erreicht werden können.

Am Ende dieser Betrachtungen angelangt, werde ich mithin meine früher ausgesprochene Ansicht auch auf Grund der eingehenden neuen Untersuchungen aufrecht halten dürfen, daß die drei Hauptmuskellagen des Kopflappens sämtlich eine Fortsetzung der drei Muskelschichten des Rumpfes sind. Man wird ferner sagen dürfen, daß *Echiurus*, der ja auch in nicht wenigen andern Merkmalen, so vor allem in der Existenz zweier Reihen von Analborsten, vielleicht auch in dem Besitz eines Dissepiments, das in der Pharynxgegend sein Cölom durchsetzt, eine der primitivsten armaten Gephyreen ist, die man bis jetzt kennt, in bezug auf seine Kopflappenmuskulatur ursprüngliche Verhältnisse aufweist.

Zum Schluß sei nur der Vollständigkeit der Beweisführung wegen

in Kürze noch auf einen Zweifel eingegangen, den RIETSCH in bezug auf die Abzweigung der dicht unter dem Epithel der Rückenfläche des Kopflappens sich befindenden dünnen Lage von Längsmuskelfasern aus der Längsmuskulatur des Rumpfes geäußert hat. Ich habe mich schon 1880 nicht damit begnügt, die Tatsache hinzustellen, sondern geschrieben (S. 469): »Während dort [im Rumpf] die Ringfasern die äusserste Schicht bilden, spalten sich an der Basis des Kopflappens einige Fasern von der Längsfaserschicht ab und treten zwischen Haut und Ringmuskulatur, dort eine ganz dünne Lage bildend (Fig. 43 *lm'*).« Das ist auf Längsschnitten ohne jede Schwierigkeit zu bestätigen. Die Fasern biegen etwa auf der Höhe der Autotomiezone peripheriewärts ab, durchsetzen die Ringmuskulatur und gelangen auf diese Weise an ihren Platz, um sich in einer dünnen Schicht bis in die Nähe des Vorderendes des Kopflappens zu erstrecken.

Treten wir nun im Lichte dieser Ergebnisse, die wir bei *Echiurus* erhalten haben, an die Untersuchung der Muskulatur des Kopflappens von *Thalassema neptuni* und *Bonellia viridis* heran, so finden wir, daß diese vielfach recht abweichende Verhältnisse darbieten. Am meisten Übereinstimmung mit *Echiurus* weist *Th. neptuni* auf, dessen Beschreibung deshalb vorangestellt werden soll. Um zunächst RIETSCH zu Worte kommen zu lassen, zitiere ich seine Angaben wörtlich unter Fortlassung der für unsre besondere Frage, die eben der Zusammenhang der Muskulatur des Kopflappens mit der des Rumpfes ist, unwesentlichen. «Les fibres musculaires longitudinales . . . sont plus serrés vers l'axe de la trompe. Les fibres transversales horizontales . . . sont tout a fait localisées dans deux bandes périphériques, dorsale et ventrale, séparant la zone médiane des fibres longitudinales de l'assise épithelio-ganglionnaire externe. Les fibres dorso-ventrales sont fort minces . . .; en haut et en bas elles traversent les bandes des fibres transversales.» Es geht daraus hervor, daß in allen Hauptpunkten Übereinstimmung in der Anordnung mit *Echiurus* besteht. Als einen Unterschied möchte ich nur hervorheben, daß die Längsmuskulatur keine Sonderung in Bündel aufweist, sondern eine sehr dichte Masse bildet (Fig. 19), wodurch eine auffallende Verschiedenheit der Querschnittsbilder beider Kopflappen zustande kommt, die weiter dadurch erhöht wird, daß, wie oben (S. 360) gezeigt, bei *Th. neptuni* das Cölom im Kopflappen nur gegen die Seitenränder vorhanden ist, dazwischen aber fehlt. Über den Zusammenhang der Schichten der Kopflappenmuskulatur mit denen des Rumpfes hat RIETSCH für diese Form keine näheren Angaben gemacht. Nach seinen oben zitierten Bemerkungen

ist anzunehmen, daß er einen solchen auch hier nur für die Längsmuskulatur anerkannt hat.

Indessen schließt jeder beliebige Längsschnitt durch die noch in ihrem natürlichen Zusammenhang stehenden Körperteile jeden Zweifel aus, daß nicht nur diese, sondern sicher auch die äußere Ringmuskulatur ohne Unterbrechung in den Kopflappen übergeht und dessen dorsale Quermuskulatur darstellt, also genau wie bei *Echiurus*. Und soweit Sagittalschnitte lehren, besteht auch in bezug auf die ventrale Quermuskulatur wenigstens sehr große Ähnlichkeit mit *Echiurus*, insofern sie zeigen, daß dieselbe sich ohne Unterbrechung fortsetzt in eine starke Muskulatur, die die Mundhöhle umgibt. Jedoch scheint darin ein Unterschied zu bestehen, daß jene Muskeln in den Sphincter übergehen und nicht in die auch hier vorhandene Muskelmasse, die nach außen davon gelegen ist. Wir müssen deshalb die Sache auf einer Serie von Querschnitten verfolgen.

Ein solcher, der durch den Rumpf in nur geringer Entfernung vor den Bauchborsten geführt ist (Fig. 14) und die erst kurz vorher getrennten Nervenschenkel sowie den quer-rechteckigen Pharynx erkennen läßt, zeigt schon eine eigenartige Modifikation der inneren Schrägmuskulatur. Daß sie in den vorderen Teilen des Rumpfes eine recht deutliche Sonderung in Bündel aufweist, ist eine weit verbreitete Erscheinung, die mehrfach erwähnt ist, u. a. von Rietsch für *Bonellia minor* (S. 36). Dagegen möchte ich die Aufmerksamkeit darauf lenken, daß auf der ventralen Seite in dem abgebildeten Schnitte zahlreiche der Fasern dieser Bündel in die Längsmuskulatur hinein auszustrahlen begonnen haben. Der nächste abgebildete Schnitt (Fig. 15) führt uns fast an das Vorderende des Rumpfcöloms, das nur noch von sehr beschränkter Ausdehnung ist: ventral von der jetzt schon getroffenen Mundhöhle mit ihrem durch das stark gefaltete Epithel fast ganz verdrängten Lumen ist es durch viele Frenula durchsetzt und seitlich sogar durch ein dichtes Fasernetz ausgefüllt, nur dorsal noch weiter und enthält hier spärliche Gewebsfetzen, zu denen sich der der Wand anliegende Querschnitt des Rückengefäßes gesellt. Hier verlaufen die in Rede stehenden Muskelfasern fast sämtlich annähernd dorsoventral, über dem Cölom teilweise konvergierend und einander von beiden Seiten überkreuzend. In Fig. 16 ziehen sie bereits ventral vom Rückengefäß hinweg, so daß dieses der Längsmuskulatur unmittelbar angelagert ist. Auf dem nächsten abgebildeten Schnitte (Fig. 17), wo das Lumen der Mundhöhle weiter, die beiden Schlundringschenkel bedeutend mächtiger sind, ist das Cölom verschwunden bis auf zwei kleine Räume,

die sich oberhalb der letzteren finden und die Querschnitte der Blutgefäßschenkel enthalten. Zwischen dem Querschnitt des Rückengefäßes und der Mundhöhle ist die uns beschäftigende Muskulatur sehr stark ausgebildet. Viele von ihren Fasern ziehen etwas quer, was in noch stärkerem Maße auf dem letzten abgebildeten Querschnitt, der die Mundhöhle getroffen hat (Fig. 18), der Fall ist, wo die übrigen, andre Richtungen einschlagenden Fasern verschwunden sind. Etwa zehn Schnitte von 10 μ Dicke weiter bricht die Mundöffnung durch, und abermals zehn Schnitte weiter hören auch die geschilderten Muskelfasern auf, nachdem sie sich nur insofern allmählich verändert haben, als ihre überwiegend quere Richtung einer unregelmäßigeren Durchfilzung Platz macht. Daß diese Fasern sich in den Kopflappen weiter fortsetzten, ist ganz ausgeschlossen. Keiner der weiter vorn entnommenen Querschnitte zeigt auch nur die geringste Spur mehr davon, wohl aber eine schon typische ventrale Quermuskulatur (Fig. 19). Diese aber sehen wir bereits in unverkennbarer Deutlichkeit und durchaus unabhängig von den besprochenen Muskeln auf Fig. 18, und zwar als den Sphincter der Mundhöhle, so bestätigend, was uns die Sagittalschnitte gelehrt hatten, daß bei *Thalassema neptuni* die ventrale Kopflappenmuskulatur eine Fortsetzung des letzteren ist. Diese ist also hier nicht wie bei *Echiurus* eine Fortsetzung des Muskelfilzes. Auf den Querschnitten ließ sich bei der geringen Vergrößerung der photographischen Reproduktion der Zusammenhang mit dem verhältnismäßig schwachen Sphincter nicht so gut nachweisen, wie es an den Präparaten selbst möglich war. Weiter aber entsteht jetzt die Frage, ob die Muskelfasern, deren Anordnung ich oben ausführlich beschrieben habe und deren Hervorgehen aus der inneren Schrägmuskulatur des Rumpfes sicher hatte nachgewiesen werden können, dem für *Echiurus* beschriebenen Muskelfilz entsprechen. Da die Lagebeziehungen zum Mundhöhlensphincter in beiden Fällen ganz die gleichen sind, auch nach der Anordnung der Fasern bei *Th. neptuni* dem Apparat wohl in gewisser Weise eine sphincterartige Wirkung zugeschrieben werden dürfte, da ich ferner für *Echiurus* das Hervorgehen des Muskelfilzes aus der inneren Schrägmuskulatur des Rumpfes wenigstens sehr wahrscheinlich habe machen können, so kann ich die Gleichsetzung beider Muskelfilze nur für unzweifelhaft berechtigt halten. Auf alle Fälle aber bleibt der große Unterschied zwischen *Th. neptuni* und *Echiurus* bestehen, daß bei letzterem die ventrale Quermuskulatur des Kopflappens eine Fortsetzung des Muskelfilzes, also der Schrägmuskulatur des Rumpfes darstellt, bei *Th. neptuni* dagegen eine solche

des Mundhöhlensphincters. Ob dieser Unterschied damit in Zusammenhang steht, daß bei *Th. neptuni* der Kopflappen nicht die Fähigkeit der Autotomie besitzt, kann ich um so weniger sagen, als dieser Mangel nicht einmal als ganz feststehend angesehen werden kann. In dieser Beziehung kann ich nur darauf hinweisen, daß, soviel ich weiß, nie in der Literatur die Angabe gemacht ist, dieses Tier habe die Fähigkeit seinen Kopflappen abzuwerfen, ferner darauf, daß alle die zahlreichen Exemplare desselben, die mir vorgelegen haben, ihren Kopflappen besaßen, ferner darauf, daß ich auch in dem Verhalten der Muskelschichten an der Grenze von Kopflappen und Rumpf nie ein Anzeichen getroffen habe, das auf die Abwerfbarkeit hinwiese.

Weit mehr Wahrscheinlichkeit hat es, daß ein Zusammenhang mit dem verschiedenen Verhalten des Cöloms besteht, das bei *Th. neptuni* auf die Seitenränder des Kopflappens beschränkt ist, bei *Echiurus* dagegen die ganze Breite der Bauchseite desselben einnimmt. Infolgedessen liegt bei letzterem die Quermuskulatur dorsal vom Cölom, durch dieses von der Haut getrennt, bei ersterem aber unmittelbar an dieser. Damit mag es weiter in Beziehung stehen, daß die dünne Längsmuskelschicht, die wir bei *Echiurus* zwischen Haut und Cölom finden und die ich auch jetzt wieder mit Sicherheit als eine Abzweigung der Längsmuskulatur des Rumpfes habe feststellen können, bei *Th. neptuni* vollständig fehlt. Aber sehr auffallend bleibt natürlich die anatomische Übereinstimmung der beiden Quermuskelschichten, die so verschiedener Herkunft sind, immerhin.

Sehen wir nun, wie diese Dinge bei *Bonellia* stehen. Ich habe mich, wie schon gesagt, darauf beschränken müssen, *B. viridis* zu untersuchen, da mir von *B. minor* zurzeit kein Material vorliegt. In den Hauptsachen stimmen aber meine Beobachtungen so sehr mit denen von Rietsch an der kleineren Art überein, daß ich eine erhebliche Verschiedenheit beider in dieser Hinsicht wohl als ausgeschlossen ansehen darf.

Die Anordnung der Muskulatur des Kopflappens ist bei *Bonellia* sehr verschieden von *Echiurus* und *Th. neptuni*. Sie ist eingehend von Rietsch beschrieben, dem ich in gekürzter Form folgende Angaben darüber entnehme. «Les fibres musculaires longitudinales, qui sont la continuation de l'assise musculaire médiane des téguments . . . sont ici écartées entre elles . . . On remarque en outre d'autres fibres musculaires beaucoup plus minces. Les unes ont une direction dorso-ventrale . . .; les autres, perpendiculaires aux premières seraient

horizontales, si la trompe n'était repliée en gouttière . . . En s'entre-croissant ces fibres délimitent de petit champs très inégaux et de forme irrégulière, occupés chacun par un nombre variable de fibres longitudinales. D'autres éléments fibreux se rencontrent plus extérieurement encore vers la base de l'épithelium; elles sont parallèles à la surface externe et très notablement plus minces que les fibres longitudinales; ces fibres sont, les unes transversales, les autres longitudinales . . .; d'après nouvel examen leur nature musculaire ne me semble pas faire doute (p. 107—108).«

Ich möchte die Hauptpunkte mit andern Worten zusammenfassen: Die Längsmuskelfasern sind zu Bündeln von wechselnder Dicke zusammengetreten; durch deren Zwischenräume hindurch verlaufen zahlreiche etwas feinere Dorsoventral- und Querfasern. Welche ebenfalls longitudinal und quer verlaufenden noch feineren Fasern Rietsch gemeint hat, kann ich nicht sagen; ich sehe außer den erwähnten nichts.

Das bemerkenswerteste an diesem Befunde ist, daß die Querfasern keine geschlossenen Schichten bilden, weder eine dorsale noch eine ventrale. Rietsch hebt das an andern Stellen seiner Arbeit auch gebührend hervor, aber als eine Eigentümlichkeit, die *Thalassema neptuni* und *Echiurus* gegenüber *Bonellia* auszeichne, während richtiger *Bonellia* als die abweichende Form zu bezeichnen wäre; denn bis jetzt kenne ich nicht eine einzige Echiurideenform, deren Kopflappen in bezug auf die Anordnung ihrer Quermuskulatur mit *Bonellia* und nicht vielmehr in dieser Hinsicht mit *Echiurus* und *Th. neptuni* übereinstimmte.

Wie es unter solchen Umständen wohl zu erwarten war, erwies es sich als durchaus nicht leicht, die Beziehungen dieser Muskelschichten des Kopflappens zu denen der Rumpfwand festzustellen.

Rietschs Angaben darüber lauten folgendermaßen (S. 56): «Les fibres annulaires des téguments sont disposées dans la région antérieure du corps en faisceaux distincts; quelques fibres longitudinales se replient en dehors et viennent pénétrer dans cette couche qui s'arrête brusquement à la base de la trompe dorsalement, et qui dans la lèvre inférieure ne montre pas de limite de séparation nette avec les fibres annulaires de l'intestin. La musculature longitudinale de la peau se continue directement dans la trompe à la face dorsale; sur les côtés et ventralement un certain nombre de ses fibres se terminent brusquement en s'étalant, tandis que d'autres contournent plus ou moins la bouche pour pénétrer également dans la trompe. Les fibres obliques internes se continuent jusqu'à la bouche et ne montrent pas non plus de

séparation nette d'avec la couche de muscles annulaires de l'intestin.» In diesen Worten ist also ganz klar ausgesprochen, daß RIETSCH zu der Überzeugung gekommen ist, von den drei Muskelschichten des Hautmuskelschlauches des Rumpfes setze sich nur die aus Längsfasern gebildete mittlere in den Kopflappen fort, während die äußere und die innere die Grenzen des Rumpfes nicht überschreite.

Mit verhältnismäßig leichter Mühe konnte auch ich nur die Zugehörigkeit der Längsmuskelbündel zur Längsmuskelschicht konstatieren. Und doch geht der Übergang nicht so einfach vor sich, daß es nicht wünschenswert wäre, etwas näher darauf einzugehen. Auf Sagittalschnitten sieht es zunächst so aus, als höre sowohl die äußere Ring- als die innere Schrägmuskelschicht an der vorderen Grenze des Rumpfes auf. Richtig ist das aber nur für die letztere, die, soviel ich habe erkennen können, an der Zusammensetzung der Kopflappenmuskulatur tatsächlich keinen Anteil nimmt. Das scheinbare Verschwinden der äußeren Ringmuskulatur erfolgt in folgender Weise. Ihr geht zunächst eine gewisse Veränderung voraus, die schon RIETSCH erwähnt hat, ohne aber die Bedeutung dieser Erscheinung erkannt zu haben. Er schreibt S. 35 von dieser Schicht: «Les fibres annulaires semblent disposées en faisceaux distincts à leur sommet, mais confondus à leur base, c'est à dire intérieurement; cette fusion est moindre à l'extrémité postérieure du corps, mais surtout à l'extremité antérieure où les faisceaux arrivent à s'isoler complètement» (tab. XVII, fig. 15).

Auf Sagittalschnitten kann man nun leicht feststellen — wovon auch Andeutungen auf der Figur von RIETSCH zu erkennen sind —, daß durch die Lücken zwischen den erwähnten Bündeln sich im vorderen Teile des Rumpfes hier und da einige Fasern von der Längsmuskelschicht nach außen in das Bindegewebe des Coriums abzweigen und in diesem gegen den Kopflappen und in diesen hinein weiterlaufen. Dieser Vorgang setzt sich nun bis an die Basis des Kopflappens fort und tritt hier plötzlich in gesteigertem Maße auf, nämlich so, daß sämtliche vorhandenen Längsfasern durch die Lücken der Ringmuskulatur hindurchtreten, wobei diese selbst nicht wie bisher nach vorn weiterzieht, sondern sich nach innen gegen die Mundhöhle zu wendet, so daß sie auf den ersten Blick gar nicht mehr als die Fortsetzung der Ringfaserschicht zu erkennen ist. Daß sie das aber tatsächlich ist, lehren Querschnittserien in unwiderleglicher Weise. Faßt man auf diesen die noch als Bestandteile der Ringmuskelschicht erkennbaren Bündel ins Auge (Fig. 26, 27), so sieht man, daß sie sich aufteilen und in feinere Bündel zerfallen, die teils zwischen den querdurchschnittenen Längs-

faserbündeln hindurchziehen, teils sich weiter gegen die Oberfläche wenden. So lösen sich die Ringfaserbündel allmählich in die zahlreichen Quermuskelfasern auf, die bei *Bonellia* die Längsfasermasse durchsetzen. Hat man das aber erst einmal an Querschnittserien erkannt, so gelingt es auch an gut konservierten Sagittalschnitten außer der beschriebenen Abschwenkung eines großen Teiles der Ringmuskulatur gegen die Mundhöhle hin ihre Fortsetzung nach vorn in den Kopflappen zu beobachten in Gestalt zunächst noch einiger dickerer Bündelquerschnitte und ferner all der ganz isolierten Faserquerschnitte, die man in den Zwischenräumen der Längsfaserzüge antrifft. Und nachdem man den Zusammenhang einmal durchschaut hat, vermag man endlich auch den auf den ersten Blick geradezu verwirrend erscheinenden Zustand der Muskulatur auf den durch die vorderen Teile der Mundhöhle geführten Querschnitten (Fig. 26, 27) zu deuten. Man glaubt hier zunächst einen ungeordneten Muskelfaserfilz vor sich zu haben, kann aber bei näherer Betrachtung in diesem zweierlei Fasern erkennen, quergeschnittene Längsfaserbündel und zwischen diesen sich mehr oder weniger hindurchwindend Faserbündel, die alle in der Hauptsache einen ringförmigen Verlauf nehmen, wenn auch manche abgebrochen zu enden scheinen, weil sie nach oben oder unten aus der Ebene des Schnittes heraustreten. Wir haben hier Querschnitte durch den gegen die Mundhöhle abgebogenen Teil der Ringfaserschicht vor uns, durchsetzt von den Bündeln der Längsfaserschicht. So erstreckt sich also auch bei *Bonellia* nicht nur die letztere, sondern wie bei *Echiurus* und *Th. neptuni* auch die Ringmuskelschicht des Rumpfes in den Kopflappen hinein und durch seine ganze Länge hindurch, nur nicht in Gestalt einer auf die dorsale Seite beschränkten Quermuskellage, sondern als zahlreiche isolierte Querfasern, die zwischen den Längsmuskelbündeln von einer Seite zur andern ziehen.

Weiter aber ist noch die Frage zu beantworten, ob sich nicht wie bei *Th. neptuni* eine Fortsetzung des Mundhöhlensphincters an der Bildung der Kopflappenmuskulatur beteiligt. Rietsch (S. 56ff.) unterscheidet keinen besonderen Abschnitt seines «intestin buccal» als Mundhöhle, sondern faßt unter diesem Namen letztere und den Pharynx zusammen, die sich bei *Bonellia* auch nicht scharf voneinander absetzen, indem die Mundhöhle, wie schon erwähnt, ziemlich weit und stets einigermaßen glattwandig ist. An das sie auskleidende cylindrische Wimperepithel schließt sich zunächst eine Bindegewebsschicht von einiger Stärke an, und dann folgt Muskulatur, deren Fasern die Mundhöhle schleifenartig umfassen. Das alles ist von Rietsch ganz richtig

beschrieben worden (S. 56—57). Wenn er nun aber nach außen von der Ringmuskulatur noch Längsmuskulatur beschreibt, so hat er dabei übersehen, daß eine solche nicht in der ganzen Ausdehnung des «intestin buccal» vorhanden ist, sondern nur in dessen hinterem Teil, nämlich im Pharynx, wohingegen sie in der Wandung der Mundhöhle, wie auch bei den andern besprochenen Formen, fehlt.

Untersucht man nun die erwähnten, die Mundhöhle umfassenden Muskelschleifen genauer auf Querschnitten, so sieht man, daß diese Fasern nicht ringförmig jene umziehen, sondern zwar ventralwärts in geschlossenem Bogen von einer Seite zur andern verlaufen, dann rechts und links von der Mundhöhle weiter dorsalwärts emporsteigen, über deren Decke angelangt jedoch nicht wieder auf die entgegengesetzte Seite weiterlaufen, sondern sich hier schneiden, indem die linken nach rechts, die rechten nach links ziehen, teils steiler, teils flacher, wobei über der von ihnen gebildeten Schicht in dem Schnittwinkel das Rückengefäß zu liegen kommt (Fig. 23—25). Und wenn man sie nun noch weiter zu verfolgen sucht, so sieht man, daß viele von ihnen — für alle läßt sich das begreiflicherweise nicht feststellen — sich in die Längsmuskelfasern der dorsalen Seite fortsetzen (Fig. 23, 24). Auch glaube ich sicher gesehen zu haben, daß diese nicht sämtlich auf die entgegengesetzte Seite der Mundhöhle übertreten, sondern daß manche von ihnen auf der gleichen bleiben und sich den gekreuzten anschließen. Der Mundhöhlensphincter von *Bonellia* hat demnach die Eigentümlichkeit, daß er, soweit bisher beschrieben, nicht ein von Haus aus dem Darmkanal zugehöriger Muskelapparat ist, sondern wirkliche Muskelschleifen der dorsalen Längsmuskulatur des Rumpfes darstellt, die die Mundhöhle zwischen sich fassen. Erst weiter nach hinten gegen den Pharynx hin (Fig. 22) schließen sich die Fasern auch auf der dorsalen Seite zu wahren Ringen zusammen, wie es im Pharynx selber der Fall ist, in dem zu ihnen noch ganz oberflächlich in dem Bindegewebe verlaufende Bündel von Längsfasern hinzutreten.

Aber auch weiter nach vorn, wo der Mund sich öffnet, also am Anfang der Kopflappenrinne, ändert sich in der gleichen Weise das Verhalten der Fasern über der Munddecke; auch hier gehen sie nunmehr bogenförmig von der einen Seite auf die andre (Fig. 27). Und diese Schicht von Quermuskelfasern ist durch einen gewissen Teil der Basis des Kopflappens zu verfolgen (Fig. 28); wie weit, kann ich nicht genauer angeben. Jedenfalls sind in den weiter vorn gelegenen Teilen des Kopflappens auch an der ventralen Seite desselben keine Querfasern mehr zu erkennen, die sich von den beschriebenen isolierten

dadurch unterschieden, daß sie sich als eine besondere ventrale Querfaserschicht darstellten, wie wir sie von *Echiurus* und *Thalassema neptuni* kennen. Eine solche ist bei *Bonellia* nur am Grunde des Kopflappens vorhanden, und nach dem oben mitgeteilten müssen wir wohl annehmen, daß sie dem Mundhöhlensphincter entstammt, also wie die, die sich bei *Th. neptuni* durch die ganze Länge des Kopflappens erstreckt.

Bonellia kann also insofern an *Thalassema neptuni* in bezug auf ihre Kopflappenmuskulatur angeschlossen werden, als auch bei ihr nur die Längs- und die äußere Ringmuskulatur des Rumpfes und außerdem der Mundhöhlensphincter sich in den Kopflappen hinein erstrecken, weicht aber darin von dieser Form ab, daß 1) die Fortsetzung der äußeren Ringmuskulatur im Kopflappen nicht eine Schicht von Quermuskelfasern bildet, sondern sich dort in zahllose die ganze Längsmuskelmasse durchziehende isolierte Querfasern auflöst, und 2) daß die Fortsetzung des Mundhöhlensphincters sich nicht als eine Querfaserschicht über die ganze ventrale Seite des Kopflappens ausdehnt, sondern nur eine kurze Strecke weit in denselben hineinreicht. Damit bestätigt sich, daß *Bonellia* hinsichtlich ihrer Kopflappenmuskulatur, wie auch in andern Punkten ihrer Organisation, nicht eine primitive Form ist, sondern eine sehr einseitig entwickelte. In Zusammenhang damit verdient es erwogen zu werden, daß bei ihr nicht die Fähigkeit ausgebildet ist, den Kopflappen zu autotomieren. Wenn dem Tiere, was offenbar häufig vorkommt, Teile davon durch Beschädigungen oder Angriffe verloren gehen, so reißt der Kopflappen an irgendeiner Stelle durch, nicht aber an seiner Basis, und wird vom Stumpfe aus wieder regeneriert.

Gießen, im Dezember 1911.

Literaturverzeichnis.

Ryszard Bledowski, Beiträge zur Kenntnis der Bonellia viridis (Rol.) und der Phylogenie einiger Coelhelminten. Phil. Inaug.-Diss. Bern. Wloclawek. 1910. 69 S. 3 Taf.

Yves Delage et Edgard Herouard, Traité de Zoologie concrète. Vol. V. Les Vermidiens. Paris 1897.

Alice L. Embleton, On the structure and affinities of Echiurus unicinctus. In: Trans. Linn. Soc. London, (2). Vol. VIII. 1900. p. 77—97. tab. 7—10.

Richard Greeff, Die Echiuren (Gephyrea armata). In: Nova Acta Leop.-Carol. Akad. Naturf. Bd. XLI. 1879. 172 S. 9 Taf.

MAXIMILIEN RIETSCH, Etudes sur les Géphyriens armés ou Echiuriens. Thèses Fac. Sc. Paris. In: Rec. zool. Suisse. Vol. VIII. 1886. 203 S., tab. 17 à 22. (Zitiert nach der selbständig paginierten Dissertation.)

PHILIPP SEITZ, Der Bau von Echiurus chilensis (Urechis n. g. chilensis). In: Zool. Jahrb. Bd. XXIV. Anat. 1907. S. 323—356. Taf. XXIX—XXXI.

J. W. SPENGEL, Beiträge zur Kenntnis der Gephyreen. II. Die Organisation des Echiurus Pallasii. In: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXIV. 1880. S. 460—538. Taf. XXIII—XXVI.

Erklärung der Abbildungen.

Sämtliche Figuren sind Reproduktionen von mikrophotographischen Aufnahmen mit dem Apparat von R. WINKEL, Göttingen.

Tafel XX.

Echiurus echiurus.

Fig. 1. Ein etwa medianer Sagittalschnitt durch das Übergangsgebiet von Rumpf und Kopflappen.

Fig. 2. Der ventrale Teil eines andern Sagittalschnittes von einem durch Autotomie abgeworfenen Vorderkörpers, bis an die Mundöffnung reichend. Etwas stärker vergrößert.

Fig. 3—7. Fünf Schnitte aus einer Querschnittserie, von hinten nach vorn fortschreitend; Fig. 3 durch den vorderen Teil des Pharynx, Fig. 4 durch den Übergang des Pharynx in die Mundhöhle, Fig. 5—7 durch die Mundhöhle.

Tafel XXI.

Echiurus echiurus.

Fig. 8—12. Fortsetzung derselben Serie. Fig. 8 durch den vordersten Teil der Mundhöhle, Fig. 9 durch den Übergang der Mundhöhle in den Mundtrichter, Fig. 10—12 durch den Mundtrichter bis kurz vor dem Vorderende der Unterlippe.

Fig. 13. Horizontalschnitt durch das Übergangsgebiet von Rumpf und Kopflappen.

Tafel XXII.

Fig. 14—19. *Thalassema neptuni.* Fig. 14—18 Schnitte aus einer Querschnittserie des Übergangsgebietes von Rumpf und Kopflappen, von hinten nach vorn fortschreitend. Fig. 14 durch den vordersten Teil des Pharynx. Fig. 15 bis 18 durch die Mundhöhle. Fig. 19. Querschnitt durch den Kopflappen.

Fig. 20—21. *Bonellia viridis.* Zwei Schnitte aus einer von hinten nach vorn fortschreitenden Querschnittserie. Fig. 20 durch den vordersten Teil des Pharynx. Fig. 21 durch den hintersten Teil der Mundhöhle.

Tafel XXIII.

Bonellia viridis. Fortsetzung derselben Querschnittserie durch das Übergangsgebiet von Rumpf und Kopflappen. In den ziemlich nahe aufeinanderfolgenden Schnitten sieht man die Mundhöhle in Fig. 27 und 28 sich ventral öffnen. Der letzte Schnitt zeigt schon fast ganz die Verhältnisse des Kopflappens.



Beiträge zur Kenntnis des Nervensystems der Salpen.

Von

Gerhard Dober

aus Buchholz i. Sa.

(Aus dem Zoologischen Institut zu Leipzig.)

Mit 45 Figuren im Text und Tafel XXIV.

Inhalt.

Einleitung.

Was wir gegenwärtig über das Nervensystem der Salpen wissen, erweckt den Eindruck, als ob ein gewisser Abschluß erzielt sei. Wer indessen tiefer einzudringen versucht, wird bald zu der Überzeugung kommen, daß die seit der Entdeckung des Nervensystems durch Meyen (1832) veröffentlichten Beobachtungen zahlreiche Lücken aufweisen, welche nur durch eine auf möglichst breiter Basis angelegte Untersuchung ausgefüllt werden können.

Das mit einer gewissen Vorliebe betriebene Studium der Sinnesorgane der Salpen hat zur Folge gehabt, daß man dem morphologischen Bau des centralen und peripheren Nervensystems nur insoweit Aufmerksamkeit zuwendete, als es für die Systematik von Bedeutung erschien. Nur eine Arbeit, nämlich die russisch geschriebene Untersuchung von Ussow, bedeutet einen wesentlichen Fortschritt gegenüber den älteren Beobachtungen von Cuvier, Eschscholtz, Meyen, Müller. Diese hervorragende Arbeit, deren Text ich mir nur soweit habe übersetzen lassen, als er zum Verständnis der Abbildungen nötig war, und die uns in einem kurz gefaßten Auszug in deutscher Sprache vorliegt (Archiv für Naturgesch. Bd. XXXI. 1. 1875), wird später durch die Untersuchungen von Lahille, Brooks und Metcalf ergänzt. Die genannten Forscher behandeln indessen mehr die morphologischen Fragen und die Sinnesorgane, als daß sie sich eingehender auf den Verlauf der peripheren Nerven einließen.

In bezug auf die Topographie der peripheren Nerven kommen nur die Arbeiten von Leuckart und Apstein in Betracht, die sich aber auch nicht so speziell damit befaßten, daß mit ihren Untersuchungen ein Abschluß erreicht wäre.

Auf Anregung von Herrn Professor Chun habe ich mich der Untersuchung des Nervensystems unter besonderer Berücksichtigung der Topographie der peripheren Nerven der Salpen gewidmet. Für die liebenswürdige Überlassung des reichlichen gut erhaltenen, auf der deutschen Tiefsee-Expedition gesammelten Materials danke ich ihm aufrichtig.

Ich glaube nun, die Disposition am besten so zu treffen, daß ich in einem ersten Teil einen allgemeinen Überblick gebe, dem sich ein

zweiter spezieller Teil anschließen soll. Endlich folgt in einem dritten Teil ein Versuch, die Salpen miteinander und mit den übrigen Tunikaten in bezug auf das Nervensystem zu vergleichen.

Was die Benennung der Salpen betrifft, so habe ich mich ganz nach der von Apstein in der Südpolarexpedition 1906 (S. 179, Bestimmungstabelle der Salpenarten) angewendeten Nomenklatur gerichtet. Für die Kettenform setze ich der Einfachheit wegen die Abkürzung greg = forma gregata, und für die Einzelform, die Amme, sol = forma solitaria. Es kommen dabei die im Laufe der Zeit entstandenen umständlichen Doppelnamen in Wegfall.

I. Allgemeiner Teil.

Material und Methode.

Das zur Untersuchung verwendete Material gehört zum weitaus größten Teil dem reichen Fang der deutschen Tiefsee-Expedition 1898—1899 an. Einige Exemplare stammen aus dem Zoologischen Museum unsres Institutes und drei Salpenspecies hat mir Herr Professor Woltereck aus seiner Sammlung freundlichst überlassen, durch dessen Vermittlung ich auch zugleich etliche Tuben *Salpa mucronata* sol. und greg. aus Ville-Franche erhalten habe. Eine so stattliche Menge *Salpa mucronata* leistete mir teils zu Vorversuchen, teils zur Ergänzung der Untersuchungen treffliche Dienste.

Von den vorhandenen 17 Arten habe ich lediglich die Arten, die häufig vertreten waren, sechs an Zahl (*S. pinnata* sol. und greg., *S. cylindrica* sol. und greg., *S. fusiformis* sol. und greg., *S. mucronata* sol. und greg., *S. flagellifera* sol. und *S. confoederata* sol. und greg.) zur genauen Untersuchung verwendet, während ich mich bei den nur einmal oder selten vorkommenden Exemplaren mit der Untersuchung des Nervencentrums und der Nerven, soweit sie sich ohne Schaden des Tieres verfolgen ließen, begnügte. Der vorzügliche Erhaltungszustand und ganz besonders die Konservierung in Chromosmiumessigsäure trugen wesentlich zur Erleichterung der Arbeit bei. Deutlich waren die Nerven bei diesen Präparaten zu erkennen, so daß es einer besonderen Färbung, die ich einige Male nur vergebens versuchte, nicht erst bedurfte.

Bei der Herstellung von Flachpräparaten wurden die Tiere meist unter der binoculären Lupe in der Richtung von der Ingestionsöffnung nach der Egestionsöffnung hin auf der Ventralseite längs des Endostyls aufgeschnitten, und so gut es ging, mit möglichster Vermeidung stören-

der Falten flach auf den Objektträger unter das Deckglas gebracht. Die Objekte wurden dabei von 80%igem Alkohol allmählich in Glyzerin übergeführt, das beträchtlich mehr aufhellte, als das dunklere Nelkenöl, das ich anfangs verwendete. Am schwierigsten waren die Präparationen, wenn es eben gegen Falten zu kämpfen galt. Ganz besonders nun dadurch, daß ich zuweilen den Magen, der oft infolge seines zu großen Umfanges unangenehme Falten verursachte, vorsichtig entfernte, habe ich es erreicht, bequemer arbeiten zu können. Zwar wurde auf diese Weise der Verlauf der Nerven nach dem Eingeweide hin unterbrochen. Doch ist dies, glaube ich, nicht von so großem Nachteil, da die Untersuchung in den Fällen, wo der Zusammenhang gewahrt blieb, auch nur ergab, daß die Nerven ihrer Feinheit wegen kaum weiter als bis in die Nähe des Magens zu erkennen waren. Dafür ist es mir aber auf Kosten dieser fraglichen Eingeweidenerven gelungen, den Verlauf andrer Nerven mit Sicherheit feststellen zu können.

Ferner habe ich zur Vermeidung der Falten noch eine andre Methode bei ziemlich gleich weit entwickelten Individuen von *Salpa mucronata* greg. mit Erfolg versucht. Ein Exemplar habe ich unmittelbar vor dem Nervencentrum quer durchschnitten, so daß sich die Nerven nach der Egestionsöffnung hin ununterbrochen verfolgen ließen. Ein andres Exemplar, möglichst von derselben Kette, wurde unmittelbar hinter dem Nervencentrum quer durchschnitten. Der Zusammenhang der Nerven blieb hier mit der Ingestionsöffnung bestehen. Wiederholt man diese Untersuchung mehrfach und findet immer wieder die gleichen Ergebnisse, dann kann man es wohl getrost wagen, eine Zusammensetzung des vorderen und hinteren Körperteiles von zwei Tieren vorzunehmen, geradezu als habe man ein Individuum untersucht. Jedenfalls war mir dies ein Beweis, daß es Mittel und Wege gibt, die Falten möglichst zu entfernen, und ich kann aus diesem Grunde nicht recht einsehen, wenn Apstein hoffnungslos schreibt: »Den Versuch, die Salpen auf einer Seite aufzuschneiden und ausgebreitet zu untersuchen, mußte ich aufgeben, da sich dabei im Mantel große Falten bildeten, die die Verfolgung der Nerven verhinderten« (Südpolarexpedition, S. 182). Dies dürfte vielleicht Salpenarten, die mir nicht zur Verfügung standen, betreffen.

Die Größe der Tiere durfte allerdings die Größe eines Objektträgers nicht überschreiten. Dies war kein Nachteil, zumal sich überhaupt kleinere Individuen, von höchstens 3—4 cm Größe, stets besser untersuchen ließen, als größere. Große Exemplare sind schon des zu dicken Mantels wegen zu derartigen Beobachtungen nicht gut geeignet.

Schnitte vom Nervencentrum und von den Nerven wurden hergestellt und mit Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN gefärbt. Während nun die Schnitte von den Nervencentren gute Bilder lieferten, waren dagegen die Nerven selbst weder auf dicken und erst recht nicht auf dünnen Schnitten so gut zu verfolgen, als auf Flachpräparaten, deren oft mühsame Herstellung doch die Schwierigkeit der Untersuchung ganz bedeutend überwinden halfen.

Die nervöse Natur feiner Fäden wurde nicht nur aus der histologischen Struktur, sondern vor allem auch aus dem Zusammenhang mit dem Nervencentrum erwiesen.

Geschichtliches.

Wie schon in der Einleitung erwähnt, beschäftigten sich die früheren Forscher vorwiegend mit der Untersuchung der Sinnesorgane der Salpen. Vom Nervensystem findet man meist nur kurze Angaben über Lage und Gestalt des Nervenknotens, vor allem in den systematischen Arbeiten von TRAUSTEDT, APSTEIN, IHLE u. a. Im übrigen kann man aber fast bei allen Forschern, die in erster Linie den Verlauf der peripheren Nerven feststellen wollten, Klagen über die Schwierigkeit der Untersuchung lesen. Was z. B. VOGT und YUNG 1894 für *Salpa mucronata* (S. 272) schreiben, daß »alle diese Nerven außerordentlich fein und zart« sind, so daß sie nicht weit verfolgt werden konnten, bestätigt APSTEIN in der Südpolar-Expedition 1906 (S. 182). Auch er habe die »Schwierigkeit der Untersuchung« kennen gelernt. Er nennt seine Ergebnisse über das Nervensystem der Salpen, da ihm »sowohl die Zeit, als geeignet konserviertes Material« fehlte, nur ein Bruchstück. Wenn nun die neueren Autoren derartige Klagen über die Untersuchungen erheben, dann darf es nicht Wunder nehmen, wenn VOGT 1854 sich aus den Schwierigkeiten am besten damit heraushilft, es einfach für unnütze Mühe zu halten, sich mit solchen Kleinigkeiten abzugeben (S. 25. . . . . »C'est se donner une peine inutile, en effet, que de s'occuper de pareilles minuties sans importance«). Er begnügt sich schon mit der Annahme, daß eben alle Organe mit Nerven versorgt werden (S. 25. ». . . . il suffit d'énoncer que tous les organes sont amplement pourvus de nerfs provenant du ganglion central«). Meines Erachtens halte ich es nun auch mit VOGT für unnötig, den Verlauf eines jeden Nerven bis ins einzelne zu beschreiben (S. 25. ». . . . mais il me semble tout aussi inutile de décrire au long le trajet de chaque nerf«). Für unsre allgemeine Darstellung dürfte es genügen, wenn die Grundzüge im Verlauf der stärkeren Nervenstämme dargelegt werden. Wenn es sich da-

gegen darum handelt, im speziellen Teile das Charakteristischste der einzelnen Salpenarten hervorzuheben, ist es nicht zu umgehen, daß wir dem Verlaufe der einzelnen Fasern bis zu ihren Endverzweigungen folgen. In dieser Hinsicht kann LEUCKART 1854 als Vorbild dienen, der — ohne über die Mühe der Untersuchung zu klagen — den Verlauf der Nerven von zwei Salpenspecies ziemlich gründlich verfolgt hat. Zwar habe auch ich versucht, alle Nerven bis zu ihren feinen Endverzweigungen zu verfolgen, doch würde ich es für verfehlt halten, sie weitschweifig in allen jenen Fällen zu schildern, wo sie keine bemerkenswerte Abweichung darbieten.

Der erste, der das Nervensystem der Salpen einer eingehenden Beschreibung unterzog, und der den Punkt, von dem strahlenförmige Fäden nach allen Seiten hin verliefen, richtig als Nervencentrum erkannte, war MEYEN (1832). Vor ihm findet man Abbildungen von *Pegea octofera* (= *Salpa confoederata*) und *Jasis cylindrica* (= *Salpa mucronata*?) bei SAVIGNY (1816), in denen der Nervenknoten mit *h* (»tubercle antérieur ou voisin du ganglion«) angegeben, aber als solcher noch nicht betrachtet worden ist. 1825 glaubte ESCHSCHOLTZ zwei Nervenknoten aufgefunden zu haben, die er auch in Text und Zeichnung wiedergab. Das war das einzige Mal, daß zwei Nervencentren vermutet wurden, im Gegensatz zu allen sonstigen Beobachtern, die stets nur ein Nervencentrum beschrieben.

Nervencentrum.

Das Nervencentrum liegt bei den Salpen, wie bekanntlich bei allen Tunikaten, dorsal. Dies ist eins der charakteristischen Merkmale, die diese ganze Tierklasse in nähere Beziehung zu den Wirbeltieren bringt. Auf der Mittellinie des Tieres, mehr oder weniger der Ingestionsöffnung genähert, liegt das Nervencentrum entweder vor (*Salpa mucronata*) oder hinter (*Salpa pinnata*) oder unmittelbar über (*Salpa Henseni*) der Öffnung des Kiemensacks. Ähnlich gibt auch USSOW (1875, S. 3) die Lage des Nervenknotens an, wenn er schreibt: »Er liegt stets an der Mittellinie an der Rückenfläche der Manteltiere, unweit oder dicht am Eingange in die Atemhöhle.« Dagegen beschränkt sich die Lagebestimmung des Nervenknotens bei LEUCKART nur auf die vier Salpenarten: *S. pinnata*, *S. africana-maxima*, *S. runcinata-fusiformis* und *S. democratica-mucronata*, deren Ganglienknoten »in der Mittellinie der Rückenfläche liegt und der Atemöffnung (= Ingestionsöffnung) bis etwa auf ein Drittel der Körperlänge angenähert ist« (S. 19). Doch hat auch er schon Abweichungen von dieser Regel beobachtet; denn er

fährt fort: »... doch finden sich auch schon bei den Salpen einige Verschiedenheiten in der Entfernung von der Atemhöhle«. Was die von mir untersuchten Salpen betrifft, so habe ich das Maximum der Entfernung des Knotens von der Ingestionsöffnung bei *Salpa hexagona* sol. gefunden, wo er ziemlich in der Mitte des Tieres liegt. In Zahlen ausgedrückt, liegt er etwa $^2/_5$ der Körperlänge von der Ingestionsöffnung entfernt. Das Minimum der Entfernung wurde bei *Salpa amboinensis* sol. beobachtet. Hier betrug der Abstand von der Ingestionsöffnung etwa $^1/_7$ der Körperlänge. Die Lage des Nervenknotens bei den übrigen Salpen wird durch die Zahlen zwischen diesen beiden Werten, $^2/_5$ und $^1/_7$, ausgedrückt.

Was nun die Lage des Nervencentrums zum Mantel anbelangt, so hat schon Huxley 1851 angenommen, daß sie zwischen dem inneren und dem äußeren Mantel des Salpenkörpers zu finden sei (S. 571 »... ganglion situated in the space between the inner and outer tunics«). Bald aber entdeckten die ihm folgenden Forscher, daß das »Stroma des Nervenknotens der sogenannte innere Mantel« (Leuckart, S. 19) bildet. Auch ich kann hier nur bestätigen, was z. B. Vogt (S. 23 »enchassé dans l'épaisseur du manteau interne«), Ussow und Vogt und Yung hierüber gesagt haben, daß nämlich der Nervenknoten »in der Dicke des inneren Mantels« (Vogt und Yung, S. 263) eingebettet ist.

Die Gestalt des Nervenknotens wird fast durchweg in der Literatur einfach als eine kugelige angegeben. »The Nerve-Ganglion or brain presents a nearly spherical mass ...« (Dolley 1887, S. 306). Ebenso bezeichnen ihn auch Leuckart (S. 19), Herdmann 1888 (S. 56), Apstein u. a. Aus meinen Beobachtungen möchte ich schließen, wie am deutlichsten aus den Abbildungen (Fig. 25 und 26) des Nervencentrums von *Salpa mucronata* sol. und greg. ersichtlich ist, daß man eine kugelige Gestalt des Nervencentrums ganz besonders bei der solitären Form findet. Dagegen weisen die Kettensalpen eine mehr oder weniger ovale Form auf. Nach meinem Dafürhalten dürfte dieser charakteristische Unterschied in der Gestalt der Nervencentren bei den Einzel- und Kettensalpen sicher mit der Gestalt des Sehorgans in Zusammenhang gebracht werden. Das »hufeisenförmige« Auge der solitären Individuen, »dessen Hörner einander genähert sind, so daß das ganze Sehorgan fast einen Ring darstellt« (Redikorzew, S. 209), deutet auf einen kugeligen Nervenknoten hin. Dagegen sind »die Sehorgane der Kettenformen in morphologischer Hinsicht viel mannigfaltiger und komplizierter gestaltet als diejenigen der solitären Formen«, (Redikorzew, S. 210). Das Nervencentrum muß hier nicht unbedingt kugelig gestaltet sein,

wie z. B. bei *Salpa mucronata* greg. (Fig. 26), wo drei Augenflecke auf einem mehr oval gestalteten Nervenknoten liegen. Aber auch diese Regel findet ihre Ausnahme. So kommt es vor, daß oft die Kettenform (bei *Salpa pinnata* greg., *Salpa confoederata* greg.) ein durchaus kugelig gestaltetes Hirn aufweist. Dagegen besitzen *Salpa zonaria* sol., *Salpa hexagona* sol. ein mehr ovales Hirn.

Es seien mir noch einige Bemerkungen über die Größe des Nervenknotens gestattet. Eine direkte Messung habe ich da nur bei den beiden Arten *Salpa pinnata* und *Salpa mucronata* vorgenommen. Bei *Salpa pinnata* sol. und greg. fand ich den größeren Durchmesser des Nervenknotens quer zur Längsachse des Körpers, den kleineren in der Längsachse selbst gelegen. So zeigte die solitäre Form von 26 mm Länge einen großen Durchmesser von 0,42 mm und einen kleinen von 0,33 mm Länge. Die Kettenform von 25 mm Länge hatte dagegen einen Nervenknoten mit dem großen Durchmesser 0,27 mm und mit dem kleinen Durchmesser 0,24 mm. Der Durchmesser des Nervenknotens der bedeutend kleineren Salpe, *Salpa mucronata* sol., beträgt bei 8 mm langem Exemplare nur 0,16 mm. Hier ist der Knoten kugelig gestaltet, dem Augenring angepaßt. Die gregate Form, 7 mm lang, dagegen weist ein ovales Nervencentrum auf, dessen großer Durchmesser 0,16 mm, und dessen kleiner Durchmesser 0,11 mm mißt, und zwar liegt der große Durchmesser in der Längsachse des Tieres. Ussow (1875, S. 3) gibt als minimale und maximale Größe des Knotens bei allen von ihm untersuchten Manteltieren die Maße 0,1—1,5 mm an. Eine recht unbestimmte Vorstellung von der Größe erhält man nach der Beschreibung Vogts: Der Nervenknoten habe die Größe eines kleinen Stecknadelkopfes (S. 16. »Le ganglion nerveux[*d*], de la grosseur d'une petite tête d'épingle ...«). Um nun einerseits solcher Ungenauigkeit aus dem Wege zu gehen, anderseits aber auch nicht erst viel Messungen vornehmen zu müssen, habe ich von vorn herein sämtliche von mir abgebildete Nervencentren bei gleicher Vergrößerung (Zeiss, Comp. Ocular 2 und Objektiv C) dargestellt. Dies ermöglicht eine vergleichende Betrachtung der Hirngröße zur Körpergröße, die an andrer Stelle behandelt werden soll.

Auf eine Untersuchung der Hülle des Nervenknotens habe ich mich nicht speziell eingelassen. In der Literatur wird sie für *Salpa runcinata* (= *Salpa fusiformis* sol.) bald als eine »ziemlich dicke Membran mit kleinen und hellen Zellen« (Leuckart, S. 20), bald als eine dünne Membran (»... covered with a delicate membrane ...« Dolley, S. 306) bezeichnet. Metcalf berichtet über die Hülle des Nerven-

knotens (»periganglionic membrane«) bei Embryonen von *Salpa pinnata*, daß sie aus einer Lage von Bindegewebszellen bestehen soll, deren Kerne bei den älteren Individuen verschwinden (1900, S. 589). Meine Beobachtungen lassen sich kurz dahin zusammenfassen, daß in manchen Fällen die Hülle ziemlich dicht dem Nervenknoten anliegt, so daß sie leicht übersehen werden kann, z. B. bei *Salpa cylindrica* sol., *Salpa mucronata* sol. In andern Fällen aber steht sie weit vom Ganglienknoten ab, z. B. bei *Salpa pinnata*, *Salpa confoederata* greg. Sehr oft ist sie leicht zerstörbar, wie auch METCALF 1900 (S. 589) zugibt, daß er sie meist zerrissen vorgefunden habe.

Ebenso habe ich die Histologie des Nervenknotens fast unberücksichtigt gelassen. Die Schnitte, die ich vom Nervencentrum bei *Salpa mucronata* hergestellt habe, zeigten mir dieselben Bilder, die die Salpenforscher bei verschiedenen Species bereits gefunden haben. Meines Erachtens zeigt das histologische Verhalten des Nervenknotens der verschiedenen Species keine wesentlichen Unterschiede. So haben DOLLEY (1887) von *Salpa fusiformis-runcinata* und LAHILLE (1890) von *Salpa confoederata* die Nervencentren histologisch untersucht und haben auch, wie VOGT und YUNG bei *Salpa mucronata* konstatiert, daß man im Innern des Knotens eine »feine Punktsubstanz« beobachten kann, in der etwas »hellere runde Räume mit verwischten Konturen sich zeigen. ... Auf mehr oberflächlichen Schnitten sieht man eine von kleinen Zellen mit verhältnismäßig großen Kernen gebildete Rindenschicht, die bis in die Nervenwurzel selbst sich erstreckt« (VOGT und YUNG, S. 272).

Was die Entwicklungsgeschichte des Nervensystems betrifft, verweise ich besonders auf LAHILLE (1890) und auf KORSCHELT und HEIDER (1893), welche die bisherigen Ergebnisse dahin zusammenfassen, daß sie das Nervensystem aus einer soliden Zellwucherung des Ectoderms ableiten. Da ich mich auf embryologische Untersuchungen nicht eingelassen habe, vermag ich hierüber nichts zu bemerken.

Periphere Nerven.

Von dem eben behandelten Centralnervenknoten verlaufen strahlenförmig nach allen Seiten des Körpers hin die Nervenstränge. Meist erscheinen sie, durch das Mikroskop betrachtet, stark lichtbrechend, wie feine, helle Linien von je zwei dunklen Linien begrenzt. MEYEN (1832, S. 394) bedient sich des passenden Vergleichs, daß sie wie »hohle Kanäle« aussehen. Bei besonders starken Nerven läßt sich freilich dieses Bild nicht anwenden, da man sie deutlich als Faserstränge erkennt.

Als Stroma der peripheren Nerven dient auch hier, wie dem Nervenknoten, die Schicht des inneren Mantels. Daß das ganze Nervensystem überhaupt in bezug auf seine Lage sich auf den inneren Mantel beschränkt, hat schon Ussow richtig bemerkt (1875, S. 3): »Sowohl der Nervenknoten, als auch die peripherischen Nerven befinden sich in der durchsichtigen Schicht des inneren Mantels.«

Was die histologische Beschaffenheit der Nerven betrifft, so sieht man bei den stärkeren Nerven, daß sie von feinsten Fasern in der Längsrichtung durchzogen sind. Zuweilen läßt sich auch eine granulierte Struktur erkennen, wie sie Dolley (1887, S. 306) beschrieben hat, nämlich Nerven »with a dark granular axis«. Diese Granulation dürfte aber nach meinen Wahrnehmungen auf eine Folge der Konservierung zurückzuführen sein. Eine solche Struktur weisen ausschließlich große Individuen auf, nicht aber die kleineren, jüngeren Tiere.

Kerne in den Nervensträngen vermochte ich nur bei zwei Exemplaren nachzuweisen. Bei *Salpa asymmetrica*, von der mir nur die gregate Form zur Verfügung stand, liegen Kerne in den Nervensträngen, und zwar finden sie sich gleich nach dem Austritt der Nerven aus dem Nervencentrum. Im weiteren Verlauf fehlen sie. Unsicher liegt der Fall bei der Kettenform von *Salpa cylindrica*. Hier finden sich im Verlauf der Nerven kernähnliche Gebilde, die mir indessen den Eindruck machten, als ob es sich um parasitische Protozoen handle. Es wäre merkwürdig genug, wenn nur bei dieser Species Kerne vorhanden wären, die bei sämtlichen andern Salpen nie zu beobachten sind.

Nur bei *Salpa mucronata* greg. scheint es sich tatsächlich um Ganglienzellen zu handeln, die in den Verlauf der Nerven eingebettet sind. Dies beweist aber durchaus nicht, daß solche allgemein in den Verlauf der Nerven eingestreut sind, da ich keine ähnlichen Gebilde an andern Stellen derselben Art angetroffen habe. Mit Leuckart möchte ich übereinstimmend sagen: »Ganglien im Verlauf der Nerven fehlen« (S. 23). Leuckart fährt nun fort, »höchstens zwischen den Eingeweiden« wären Ganglien vorhanden. Alle meine Bemühungen, sie dort aufzufinden, waren indessen vergebens.

Von einer speziellen histologischen Behandlung des Nervensystems habe ich abgesehen, da ja meine Hauptaufgabe darin bestand, die Nerven in ihrem Verlaufe zu verfolgen und die Innervierung der Organe zu bestimmen.

Bei einem Versuche, eine Einteilung der Nerven nach der Richtung, in der sie verlaufen, vorzunehmen, dürfte es sich empfehlen, Nerven

zu unterscheiden, die ventral, dorsal und horizontal vom Centralganglion ausgehen.

Ventral verlaufen die Nerven, die, wie LEUCKART meint, auf die Kieme übergehen, und die vielleicht das Sehorgan innervieren. Die Innervation des Gehörorgans bezweifle ich nicht, obwohl ich mich vergeblich bemühte, sie scharf nachzuweisen. Daß der Kiemendarm mit Nerven versorgt wird, habe ich ebensowenig trotz wiederholter Nachprüfung erweisen können. Dennoch möchte ich dem Glauben schenken, was LEUCKART bei der Untersuchung über den Verlauf der Nerven von *Salpa fusiformis* darüber schreibt: (S. 21) »Was endlich den elften, letzten Nerven betrifft, so verläßt dieser den inneren Mantel des Körpers, um auf die Kieme überzugehen«. Obwohl auch hier die Möglichkeit einer Täuschung nicht ausgeschlossen ist, so spricht doch die Tatsache dafür, daß manche Nerven sich nur in der Richtung nach der Kieme eine kurze Strecke verfolgen lassen und sich dann einer weiteren Beobachtung entziehen.

Dorsal erstreckt sich nur ein kurzes Nervenpaar, nämlich der Nervus opticus, dessen kurze, starke Stränge bei der gregaten Form, da bei dieser die Augenflecke nach vorne liegen, besonders gut zu sehen ist. REDIKORZEW (S. 210) schreibt hierüber folgendes: »Da das Sehorgan sehr eng und unmittelbar mit dem Hirn verbunden ist, so ist es klar, daß die Innervierung eine direkte ist und durch sehr kurze Nervenfasern vermittelt wird. Sämtliche Nervenfasern gehen von der centralen nicht cellulären Hirnmasse aus und sind dorsalwärts gerichtet; sie treten in der Retinaschicht von deren ventralen Seite, zum Teil auch von der Außenseite ein«. Diese Worte veranschaulichen zur Genüge die Bilder, die man bei Schnitten durch Auge und Hirn erhält.

Alle übrigen Nerven nehmen weder eine dorsale noch ventrale Richtung ein. Sie sind radiär um das Nervencentrum angeordnet, entspringen zwar auf der ventralen Seite des Hirns, verlaufen indessen anfangs horizontal, um erst später den tönnchenförmigen Körper zu umgreifen. Da der Verlauf dieser Nerven uns spezieller interessiert, will ich versuchen, einen allgemeinen Überblick über sie zu geben.

Die Körperteile und Organe, die bei der Innervierung in Betracht kommen, sind folgende: Muskulatur, Endostyl, Tast- und Haftorgane, Leuchtorgane. Am vorderen Körperabschnitt handelt es sich um Ingestionsöffnung, Riechorgan, Flimmerband, am hinteren um Egestionsöffnung, Eingeweide und andre Organe (Herz).

Eine unzweifelhafte Innervierung der Muskulatur zu finden, ist mir trotz aller Bemühungen nicht gelungen. Nur in einem Falle, bei

Salpa flagellifera sol. (Fig. 29) schien es, als ob ein sehr feiner Nerv in einer Zelle, die sich flach an den Muskel anlegte, endigte. Diese einzige Beobachtung kann indessen keine allgemeine Geltung beanspruchen, da ich die Nerven, und auch die feinsten Nerven, stets über die Muskelbänder habe hinweg verfolgen können, wie es die Abbildung Fig. 3 *a* von einem Teile des Segelmuskels A_1 und seiner Innervierung bei *Salpa pinnata* sol. veranschaulichen mag. APSTEIN (Südpolar-Expedition, 1906, S. 186) schreibt über die Innervierung der Muskulatur: »An die Muskeln treten sie (die Nerven) vermittelst sehr feiner Fasern heran, die sich vermutlich zahlreicher finden als es mir gelang, sie nachzuweisen.« Damit wird aber ebensowenig die Innervation der Muskeln bewiesen, als wenn LEUCKART (S. 23) »das terminale Verhalten der Muskelnerven an dem Musculus levator der Oberlippe (bei *Salpa mucronata*) schön und bestimmt beobachtet« hat. Der betreffende Nerv soll »ohne weiteres mit der Substanz des Muskels verschmelzen«. Ich habe zwar auch einen Nerven beobachtet, der an den Aufhebemuskel herantritt, vermag aber über die Innervierung keinen Aufschluß zu geben. Die Vermutung dürfte nahe liegen, daß bei den Salpen ähnliche Verhältnisse wiederkehren, wie bei den Mollusken. BORN (S. 146) nämlich berichtet in seiner Arbeit über die feinere Anatomie der *Phyllirhoë bucephala:* »Die Teiläste der Hauptnervenstämme der *Phyllirhoë* bilden zahlreiche Anastomosen untereinander, und es kommt so ein aus unregelmäßigen Maschen bestehendes Nervennetz zustande, welches sich über den ganzen Körper ausdehnt, besonders aber in den hinteren Regionen wohl ausgebildet ist.« Diese Tatsache erinnert lebhaft an das Auftreten von Nervennetzen, die im speziellen Teil besonders noch dargelegt werden sollen, bei unsern Salpen (*Salpa pinnata* und *Salpa confoederata*). Kernhaltige Ganglienzellen, die BORN beschrieben und z. B. auf Taf. VII, Fig. 1 und 5 abgebildet hat, habe ich allerdings nicht entdecken können. Indessen möchte ich doch nicht bezweifeln, daß ebenso bei den Salpen wie nach BORNs Annahme bei *Phyllirhoë* (S. 149) die »Muskel- und Nervensubstanz direkt aneinander gelagert« ist. Diese Vermutung aber bedarf noch des scharfen Nachweises.

Was die Innervierung des Endostyls betrifft, so ist sie bereits MÜLLER (1852) bekannt gewesen. Er schreibt (S. 59): »In das vordere, dickere Ende des Organs (Längsrinne) sieht man auch Nerven treten.« Diese Angabe ließ sich auch leicht bei der Untersuchung von *Salpa pinnata* sol. und greg., *S. confoederata* greg., *S. cylindrica* greg., *S. mucronata* sol. und greg. und *S. flagellifera* sol. mit Sicherheit bestätigen. Nach meinen Beobachtungen treten aber nicht nur an das vordere

Ende des Endostyls Nerven heran, sondern auch an andre Stellen, z. B. bei *Salpa pinnata* sol. zwischen dem ersten und zweiten Körpermuskel. Verfolgt man indessen die Nerven genauer, so ergibt es sich, daß sie den Endostyl kreuzen, ohne in ihn einzudringen und in seinen Zellen zu enden.

Daß die Nerven an die Haftorgane, die z. B. die gregate Form von *Salpa confoederata* trägt, herantreten, ist der Beobachtung unschwer zugängig. Auch in diesem Falle vermochte ich keine Nervenendigungen nachzuweisen. Dies betrifft ebenso die Tastorgane wie andre Körperfortsätze der Salpen, deren Innervierung man nur vermuten kann. Allerdings ist es USSOW (1876) geglückt, einen Nerven bis zu Beginn eines Körperfortsatzes von *Salpa mucronata* greg. zu verfolgen, wie es die Fig. 49 auf Taf. VII zeigt. Wie aber die Innervierung vor sich geht, ist auch hier nicht scharf dargelegt worden. Daß eine Innervierung der Tastorgane stattfinden muß, läßt sich aus der großen Zahl von Nerven erschließen, welche bei *Salpa Henseni* sol. gegen die zahlreichen Tastorgane ausstrahlen.

Wenden wir uns jetzt zu den Leuchtorganen (Seitenorgane), die von MEYEN (1832) für Ovarien, von MÜLLER (1852, S. 61) für Harnorgane gehalten wurden. VOGT (1854) brachte sie anfangs in Zusammenhang mit der Fortpflanzung (S. 22 »j'avoue que je cherchais d'abord dans cet organe des relations avec les fonctions de reproduction«). Später aber betrachtete er sie als eine pigmentäre Anhäufung (S. 23 »Je considère donc cet organe uniquement comme un dépôt pigmentaire . . .«). Solche Organe besitzen nur einige Cyklosalpen. Hier hatte ich das Glück, eine Innervierung nachweisen zu können. Eine genauere Beschreibung wird bei *Salpa pinnata* sol. im speziellen Teil gegeben werden.

Ohne Zweifel erfährt die reichste Innervation die Ingestions- und die Egestionsöffnung. Der dorsale, wie der ventrale Teil der Öffnungen werden durch sich fein verzweigende Ästchen stark innerviert. Abbildungen (Fig. 3 *a*, 27 und 39), die im zweiten Teil eingehender erläutert werden sollen, zeigen die bis zur Ingestionsöffnung ausstrahlenden Nerven. Von Sinneszellen, ähnlich denen, wie sie LAHILLE (S. 22, Fig. 10 »la face externe des cellules sensitives est hémisphérique et supporte un cil rigide, dressé, deux fois plus long qu'elles«) beschreibt, habe ich nichts sehen können. Ebenso sind mir auch die Tastkörperchen USSOWS (1876, Taf. VII, Fig. 45) für *Salpa pinnata* verborgen geblieben. Es mag sein, daß man an ganz frischem Material derartige Beobachtungen leichter anstellen kann.

Vor dem Nervenknoten, ihm bald mehr oder minder genähert, liegt das Riechorgan. Dies Organ erregte immer ganz besonders die Aufmerksamkeit der Salpenforscher. CUVIER (1804) beschrieb es als »einen kleinen unregelmäßigen Ring von gefäßartiger oder nervöser Beschaffenheit«, während CHAMISSO (1819) es als einen Nervenapparat ansah. Als Respirationsorgan wurde es von MEYEN (1832, S. 382 »Wir wollen diese geschlängelte Figur den Respirationsring nennen«) erklärt. HUXLEY (1851) aber war der erste, der in diesem Organ ein Geschmacksorgan (»ciliated fossa«) vor sich zu haben glaubte. Wie HUXLEY (S. 571 »two delicate branches forward to the languet«) sah auch MÜLLER (1852, S. 58) nach dem »fraglichen Organ« Fäden vom Nervencentrum aus verlaufen. Auch LEUCKART (S. 27 und 28) entgingen diese Fäden nicht. Doch beobachtete er, daß sie sich über das von ihm als Flimmergrube bezeichnete Organ hinaus verfolgen ließen. Dennoch zweifelte er nicht an einer Innervierung durch vielleicht ganz feine Nerven. Er glaubte diese Flimmergrube als Geruchsorgan deuten zu dürfen. Seitdem wird sie fast von allen Forschern für ein solches gehalten, mit Ausnahme jener (VOGT, S. 29 u. a.), die sich einer Deutung enthalten. Ich nenne dies Organ auf Grund der neueren Untersuchungen von BROOKS (1893), METCALF (1900, »Ciliated Funnel«) auch Geruchsorgan. Eine Innervierung, die USSOW (1875, S. 7), der geradezu von einem »Nervus Olfactorius« spricht, BROOKS und METCALF (1900, S. 552) gesehen haben, habe ich nicht konstatieren können. Zwar hatte es oft den Anschein, als ob ganz feine Nervenästchen vom Hauptstamme nach dem Organ hin verliefen. Die Art und Weise der Innervierung aber war nicht zu ergründen. Dies eine nur habe ich mit Gewißheit immer sehen können, daß die Nerven vom Nervencentrum sich meistens durch das Organ nach der Ingestionsöffnung gut erkennen lassen.

Zuweilen findet man, daß vom Nervencentrum im eigentümlich geschlängelten Verlauf ganz feine Nerven ausgehen, deren Ende man auf der Ventralseite des Flimmerbandes vermuten möchte.

Ebenso wenig wie hier vermochte ich bei der Untersuchung der übrigen Organe der Salpen scharf eine Innervierung zu erweisen. LEUCKART (S. 21) hat auf eine Innervierung des Eingeweides hingewiesen. Eine Innervierung durch starke Nerven findet meines Erachtens nicht statt. Daß die Organe aber mit Nerven versorgt werden, läßt sich immer nur aus dem Grunde annehmen, weil die Nerven sich bis in ihre Nähe verfolgen lassen, dann aber meist im Gewirr von Fasern an diesen undurchsichtigen Stellen sich dem Auge entziehen.

Die Betrachtung über den Verlauf der Nerven und über die Inner-

vierung der Organe dürfte damit erledigt sein. Ein exakter Beweis für eine Innervierung konnte leider nur in ganz vereinzelten Fällen geliefert werden. Das Kapitel über Nervenendigungen ist eben nicht allein bei den Aszidienforschungen (Lorleberg, S. 241), es ist auch bei den Salpenforschungen das »Schmerzenskind« von jeher gewesen. Solange es an geeigneten Untersuchungsmethoden fehlt, die endlich einmal alles klar zutage fördern, muß man sich immer noch mit Vermutungen begnügen, daß die Organe mit Nerven versorgt werden.

II. Spezieller Teil.

Salpa pinnata sol. (Taf. XXIV u. Textfig. 1—7).

An der Westküste Afrikas während der Fahrt von der Kongomündung nach der großen Fischbai bei Station 74 im Südäquatorialstrom ist auf der deutschen Tiefsee-Expedition am 8. Oktober 1898 die zur folgenden Untersuchung verwendete *Salpa pinnata* sol. mit dem Vertikalnetz gefangen worden. Der Erhaltungszustand dieses Exemplares war ausgezeichnet, so daß die Nerven, die außerdem infolge der Konservierung mit Chromosmiumessigsäure sehr deutlich zu erkennen waren, recht gut verfolgt werden konnten. Auch die Größe des Tieres, 26 mm, ließ es als Flachpräparat zur mikroskopischen Untersuchung vorzüglich erscheinen.

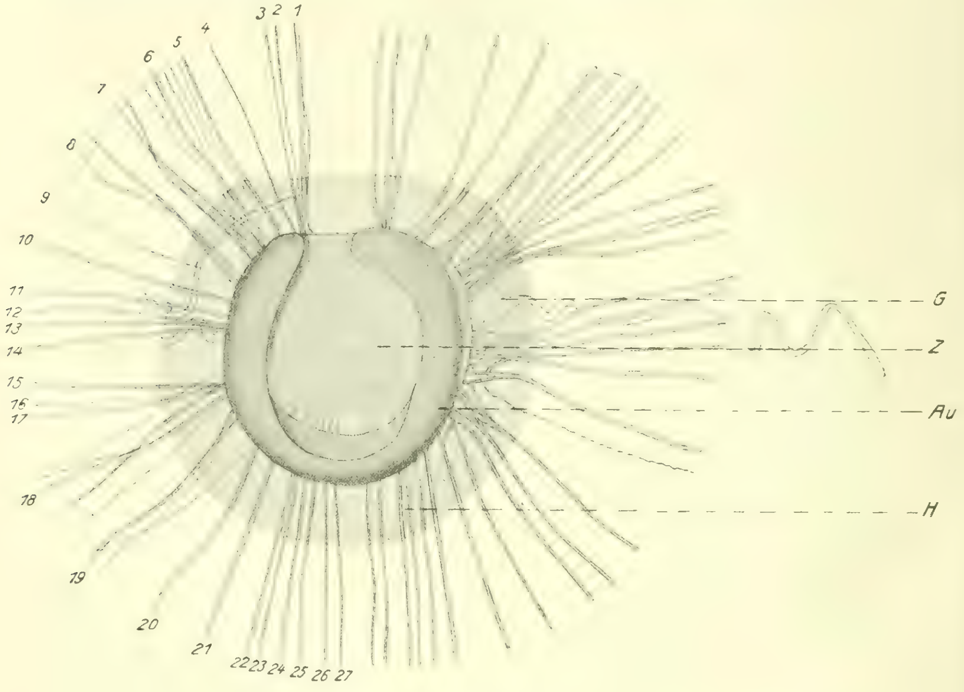
Das Nervencentrum *Z* bildet ungefähr den Mittelpunkt in dem Viereck, das aus den dorsalen Enden der beiden Bogenmuskeln *C* (Bezeichnung von Streiff, S. 12) und des ersten Körpermuskelpaares (1) entsteht.

Bereits 1804 hat Cuvier (S. 371) bei der Untersuchung von *Salpa cristata*, die nach Traustedt (S. 389) mit *Salpa pinnata* identisch ist, ein Nervensystem vermutet. Eschscholtz (1825) war es endlich gelungen, diese Vermutung zu bestätigen. Er hat, wie schon erwähnt, bei *Salpa caudata* (nach Traustedt gleich *Salpa pinnata*) sogar zwei Nervenknoten gefunden, die deutlich mit ausstrahlenden Nerven gezeichnet und im Texte folgendermaßen beschrieben worden sind (S. 739): »Über der Speiseröhre vor dem vorderen Kiemenende sieht man einen Nervenknoten, der viele feine Fäden abgibt, die man aber nicht verfolgen kann. Ein zweiter Nervenknoten t_1 liegt unter dem Grunde des Magens.« Nie hat man aber diesen zweiten Nervenknoten t_1 »unter dem Grunde des Magens« wieder entdeckt.

Das Nervencentrum unsrer Art ist kugelig (Fig. 1). Wenn Vogt es unregelmäßig abgerundet nennt (1854, S. 16 »une forme irrégulièrement arrondie«), so dürfte wohl die Konservierung solche Unregelmäßigkeiten

keiten verursacht haben. Es ist in eine Hülle *H* (Fig. 1), die sich beim Präparieren leicht zerstören läßt, eingeschlossen. Dicht liegt das hufeisenförmige Auge *Au* der dorsalen Seite des Hirns auf, so daß man von einer Innervierung des Sehapparates ohne weiteres nichts bemerken kann.

Das Gehörorgan *G* liegt mit seiner Basis ventral dem Gehirne unmittelbar an, »während die spiralförmig gewundenen, von ihrer Spitze ausmündenden Kanäle mit breiter Öffnung in den Kiemencylin-



Textfig. 1.

Salpa pinnata sol., Nervencentrum.

der münden« (Ussow, 1875, S. 8). Ussow hat sogar »sowohl in den Gehörbläschen selbst als auch in deren Kanälen eingeschlossene (bei Salpen) kalkige, glänzende Otolithen von sehr verschiedener Zahl« (S. 8) gefunden. Obwohl er schreibt, »daß bei den Salpen die Zahl recht bedeutend« ist, habe ich keine Spur von Otolithen entdecken können, die offenbar durch die Konservierung des Materials aufgelöst wurden. Otolithen werden in den Arbeiten von Brooks (1893, S. 346, »*d* = lateral duct of the subneural gland«) und von Metcalf (1900, pl. 38, fig. 58, »neural gland«) nicht erwähnt, obwohl sie das Organ

einer mikroskopischen Untersuchung auf Schnitten unterzogen haben. Sollte es sich nun wirklich hier um ein Gehörorgan handeln (METCALF 1900 nämlich betrachtet dies Organ als ein Lymphgefäß [»lymph gland«, S. 553], da er Blutkörperchen, allerdings nur einmal darin beobachtet hat), so möchte ich kaum daran zweifeln, daß dies Organ durch kurze Nervenfasern innerviert wird.



Textfig. 2.

Salpa pinnata sol. *n*, Nervenstrang; *Kn*, Kiemennerv (?). (Oc. 3, Ob.-C.).

Wie schon im allgemeinen Teil erwähnt, habe ich eine Kiemeninnervierung nicht feststellen können. Immerhin sei hervorgehoben, daß ein feiner Nerv *Kn* zu den Kiemen zieht (Fig. 2).

Was die Zahl der anfangs horizontal vom Centrum aus verlaufenden Nerven betrifft, so sind es, die feinsten Nerven eingeschlossen, 36 Nerven, die sowohl von der rechten, wie von der linken Seite des Hirns ausgehen. In der Hauptsache sind sie symmetrisch angeordnet. Eine Asymmetrie wird freilich durch die Verschiedenheit in der Stärke der Nerven und durch den Umstand, daß sie bald getrennt, bald aus

Textfig. 3a.

Salpa pinnata sol., Innervierung der Ingestionsöffnung.
A_1, Segelmuskel; b, muskelartiges Band; n n_1 n_2 n' n'', Nervenfäden. (Comp.-Oc. 8, Ob. C.).



Textfig. 3b.

Salpa pinnata sol., Gabelung des Nerven auf dem Segelmuskel A_1.

einer gemeinsamen Wurzel entspringen, bedingt. Textfig. 1 zeigt die relative Stärke der einzelnen Nerven, die freilich auf den Übersichtsbildern (Taf. XXIV, Fig. 1 und 2) nicht berücksichtigt werden konnte.

Das vielfach gewundene Riechorgan *R* (dessen Innervierung ich nicht habe nachweisen können), wird von den sich teilenden ersten zwei Nervenpaaren durchzogen, die die Ventralseite der Ingestionsöffnung und vermutlich auch die ventralen Segel-, Lippen- und Bogenmuskeln (*A*, *B* und *C*) innervieren.

Textfig. 3*a* zeigt einen Teil des Segelmuskels A_1,

über den ein stärkerer Nerv n hinwegläuft. Er gibt feinere Seitenäste n_1 n_2 ab, von denen man erwarten könnte, daß sie den Muskel innervieren. Dies ist indessen nicht der Fall, insofern sie sich am Rande der Ingestionsöffnung wieder verbinden. Nervenendigungen oder Sinneszellen waren hier nicht zu sehen. Die Nerven waren kaum viel weiter zu verfolgen, da sie äußerst dünn ausliefen, und die Dicke des Mantels und dessen dunkle Färbung eine weitere Beobachtung gänzlich ausschlossen.

Fig. 3 b zeigt die Gabelung, die auf dem Lippenmuskel A_1 liegt, bei stärkerer Vergrößerung. Sie ist im Totopräparat beobachtet und läßt erkennen, daß sie von Nervenfäserchen durchzogen ist und keine Kerne aufweist.

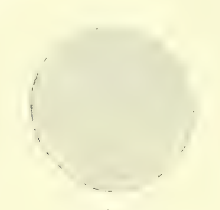
Was den Endostyl betrifft, so wird er nicht nur, wie schon Müller (1852, S. 59) angegeben hat, an seinem vorderen Ende, sondern auch in seiner Mitte zwischen den ventralen Enden des ersten und zweiten Körpermuskelpaares und möglicherweise an noch andern Stellen nach dem hinteren Ende zu von feinen Fasern innerviert (Taf. XXIV, Fig. 2).

Da nun neben dem Endostyl das röhrenförmige Herz *Hz* liegt, so dürfte es nicht ausgeschlossen sein, daß sehr feine Nerven (Taf. XXIV, Fig. 2), zumal sie sich bis in die direkte Nähe verfolgen lassen, auch tatsächlich zu seiner Innervierung dienen.

Wenn die Innervation aller bisher besprochenen Organe nur auf Vermutung beruht, so habe ich doch mit Bestimmtheit nachweisen können, daß die Leuchtorgane *L* innerviert werden. Sie liegen zu beiden Seiten des Körpers dem inneren Mantel in den Intervallen zwischen den vordersten sechs Muskelpaaren auf, und zwar neigen die drei vorderen Leuchtorgane dem vorderen Ende des Endostyls zu. Durchaus symmetrisch sind sie nicht verteilt. Während zwischen dem ersten und zweiten Körpermuskel auf der linken Seite nur ein Leuchtorgan liegt, finden wir an der entsprechenden Stelle auf der rechten Seite zwei in der Längsrichtung getrennte Organe. Ferner liegt zwischen viertem und fünftem Körpermuskel der linken Seite ein, zwischen fünftem und sechstem Körpermuskel zwei kleine Leuchtorgane, während sie an den entsprechenden Stellen der rechten Körperhälfte vollständig fehlen.

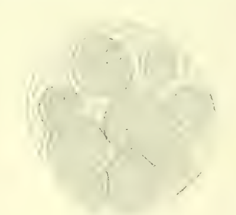
Diese langgestreckten, je nach der Konservierung, hell oder dunkel gefärbten Organe bestehen aus einer Anhäufung von Zellen. Meist sind es Zellen von kugeliger Gestalt, die entweder eine undeutlich granulierte Struktur zeigen (Fig. 4), oder die in ihrem Inneren kugelförmige Gebilde von gelber oder brauner Farbe enthalten (Fig. 5). Zu diesen zwei

Zellarten kommt noch eine dritte hinzu, die durch einen deutlich sichtbaren Kern charakterisiert ist (Fig. 6). An die letzteren treten äußerst



Textfig. 4.

Salpa pinnata sol., Zelle mit granulierter Struktur



Textfig. 5.

Salpa pinnata sol., Zelle mit gelb oder braun gefärbten kugeligen Gebilden.

Zellen aus den Leuchtorganen. (V. 2250.)



Textfig. 6.

Salpa pinnata sol., kernhaltige Zelle mit Nerv *n*. Zelle aus dem Leuchtorgane. (V. 2250).



Textfig. 7.

Salpa pinnata sol., Anastomose. (Komp.-Oc. 8., Öl-Immers.)

feine Fäden, welche sich rückläufig zu stärkeren Ästen, schließlich bis zu den aus dem Hirn entspringenden Hauptnervenstämmen verfolgen lassen. Die Nerven habe ich nur bis an die Leuchtzellen herantreten

sehen. Über ihr Verhalten im Innern der Zellen vermag ich keine Angaben zu machen.

Das Bild, wie es Fig. 6 zeigt, habe ich mehrfach an randständigen Leuchtzellen beobachtet. Ob auch die inneren Zellen innerviert werden, ließ sich bei einer Untersuchung am Totopräparat nicht erkennen.

Es sei noch bemerkt, daß die Nerven, die die Leuchtorgane versorgen, in ihrer Stärke und Struktur mit den übrigen peripheren Nerven durchaus übereinstimmen.

Die reichste Innervierung erfährt, wie Taf. XXIV, Fig. 2 zeigt, der hintere Körperabschnitt, die Egestionsöffnung, deren schmale Muskeln sich in geschlossenen Reifen um den Körper legen. Von Nervenendigungen habe ich auch hier wieder nichts beobachten können. Dagegen ist der Reichtum an Anastomosen erstaunlich. Daß es sich wirklich um solche, und nicht nur um Nervenkreuzungen handelt, zeigt Fig. 7. Den Reichtum an Anastomosen hat auch schon VOGT (1854, S. 25, »Ces filets se scindent en branches, les branches se réunissent par anastomoses«) beobachtet, doch findet sich bei ihm wie bei andern Autoren nichts über eine genauere Beschreibung weder im Text noch im Bilde.

Zum Schluß dieser Betrachtung sei noch auf Taf. XXIV, Fig. 1 verwiesen, welche eine intakte *Salpa pinnata* sol. von der Dorsalfläche mit spezieller Berücksichtigung der vom Gehirn über den ganzen Körper ausstrahlenden Nerven darstellt. Die Innervierung der ventralen Seite des Tieres habe ich nicht gezeichnet, da hierdurch die Übersicht beträchtlich gestört werden würde. Aus gleichem Grunde habe ich auch nicht sämtliche Einzelheiten (wie Anastomosen usw.) angegeben.

Salpa pinnata greg. (Textfig. 8).

Zur Untersuchung diente ein Exemplar aus der Sammlung unsres Institutes.

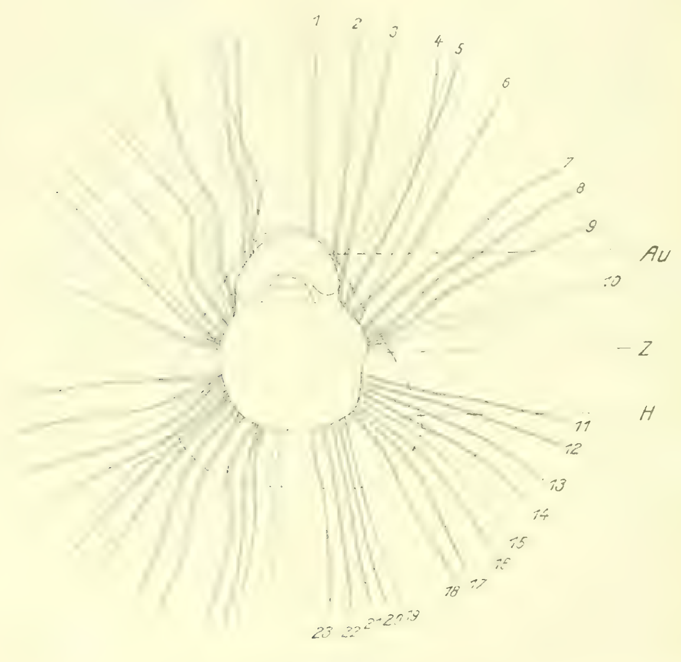
Seine Größe beträgt 25 mm.

Indem ich über die Innervierung des Auges auf die eingehende Untersuchung von REDIKORZEW verweise, sei noch bemerkt, daß das Gehörorgan durch USSOW 1876 (Taf. VIII, Fig. 53) dargestellt ist. Er hat die Gehörschläuche mit ihren Otolithen deutlich gezeichnet, welch letztere ich ebenso wenig wie bei der solitären Form habe sehen können. Über die Innervierung des Riechorgans bemerkt BROOKS, er habe in ein oder zwei Fällen deutlich gesehen, daß sehr feine Verzweigungen an ein Nervengewebe der dorsalen Seite des Riechorgans abgegeben

werden. Ich habe die Nerven stets nur durch das Organ verlaufen sehen, ohne eine Innervierung durch feine Ästchen zu beobachten.

Die gregate Form von *Salpa pinnata* weist nur ein Paar Leuchtorgane, zu beiden Seiten des Körpers liegend, auf, deren Innervierung vermutlich ebenso erfolgt, wie bei *Salpa pinnata* sol.

Vom Hirn *Z*, das eine wohlausgebildete Hülle *H* aufweist, strahlen auf der rechten Seite 25, auf der linken 27 Nerven aus. Ussow (1876,



Textfig. 8.

Salpa pinnata greg., Nervencentrum.

Taf. III, Fig. 16 und 17) hat etwa 30 und Brooks (1893, pl. 57, fig. 9) 23 Nervenpaare für diese Species angegeben.

Anastomosen sind nicht so häufig wie bei der Amme.

Salpa affinis sol. (Textfig. 9).

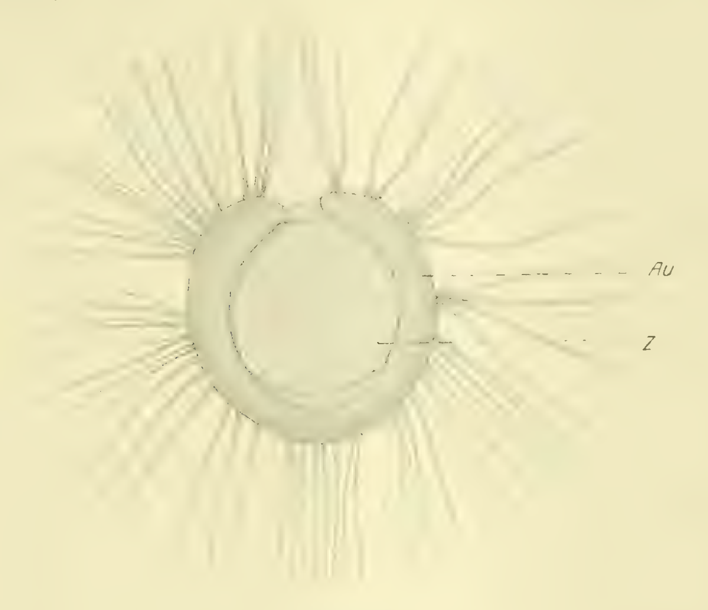
Von Station 263, auf der Grenze zwischen kaltem Küstenwasser und Monsunstrom, war nur ein in Chromosmiumessigsäure konserviertes und gut erhaltenes Exemplar vorhanden. Größe: 23 mm.

Das Nervencentrum gleicht in bezug auf seine Lage und Gestalt jenem der solitären Form von *Salpa pinnata*. Nerven gehen insgesamt 75 vom Centrum aus.

Die große Ähnlichkeit dieses Hirns mit dem von *Salpa pinnata* sol. läßt darauf schließen, daß auch die Innervierung nur geringfügige Abweichung aufweist.

Salpa virgula sol.

Die Exemplare waren zur Untersuchung wegen ihrer Schrumpfung nicht geeignet.



Textfig. 9.
Salpa affinis sol., Nervencentrum.

Etwa 40 Nerven waren im ganzen zu erkennen. Es sind mithin nicht soviel wie bei den andern Zyklosalpen der solitären Form vorhanden.

Salpa floridana greg. (Textfig. 10 und 11).

Station 86, Westrand des Benguelastroms. In Chromosmiumessigsäure konserviert. Größe: 15 mm.

Von dieser Art wurde nur das Nervencentrum untersucht, das etwa an der Grenze des vorderen Körperviertels liegt. Die Zahl der Nerven, die von einer Hälfte des Centrums ausgehen, schwankt zwischen 16 und 19.

Die Gehörorgane *G* waren deutlich als kurze Schläuche zu erkennen.

Bei dieser Gelegenheit möchte ich nicht zu bemerken unterlassen,

daß APSTEINS Beobachtungen über die Muskulatur (deutsche Tiefsee-expedition, Taf. 26, Fig. 3) sich von meinen Beobachtungen in manchen Punkten unterscheiden. Der erste Unterschied liegt darin, daß bei APSTEINS Zeichnung der Muskel *C*, der ohne Zweifel die Bedeutung des Bogenmuskels hat, und der den dorsalen Längsmuskel *c* mit dem Lippenmuskel *B* verbindet, gänzlich fehlt. Ferner ist die Spaltung des ersten Körpermuskels — um eine Spaltung scheint es sich in der Tat zu handeln — bei APSTEIN nur angedeutet. Eine zweite Verbindung des ersten mit dem zweiten Körpermuskel habe ich nicht konstatieren können.

In bezug auf die Muskulatur der Egestionsöffnung liegen gleichfalls Verschiedenheiten vor. Nach meiner Beobachtung teilt sich der zweite Körpermuskel zu beiden Seiten dorsal und



Textfig. 10.

Salpa floridana greg., von oben. 1 : 8.

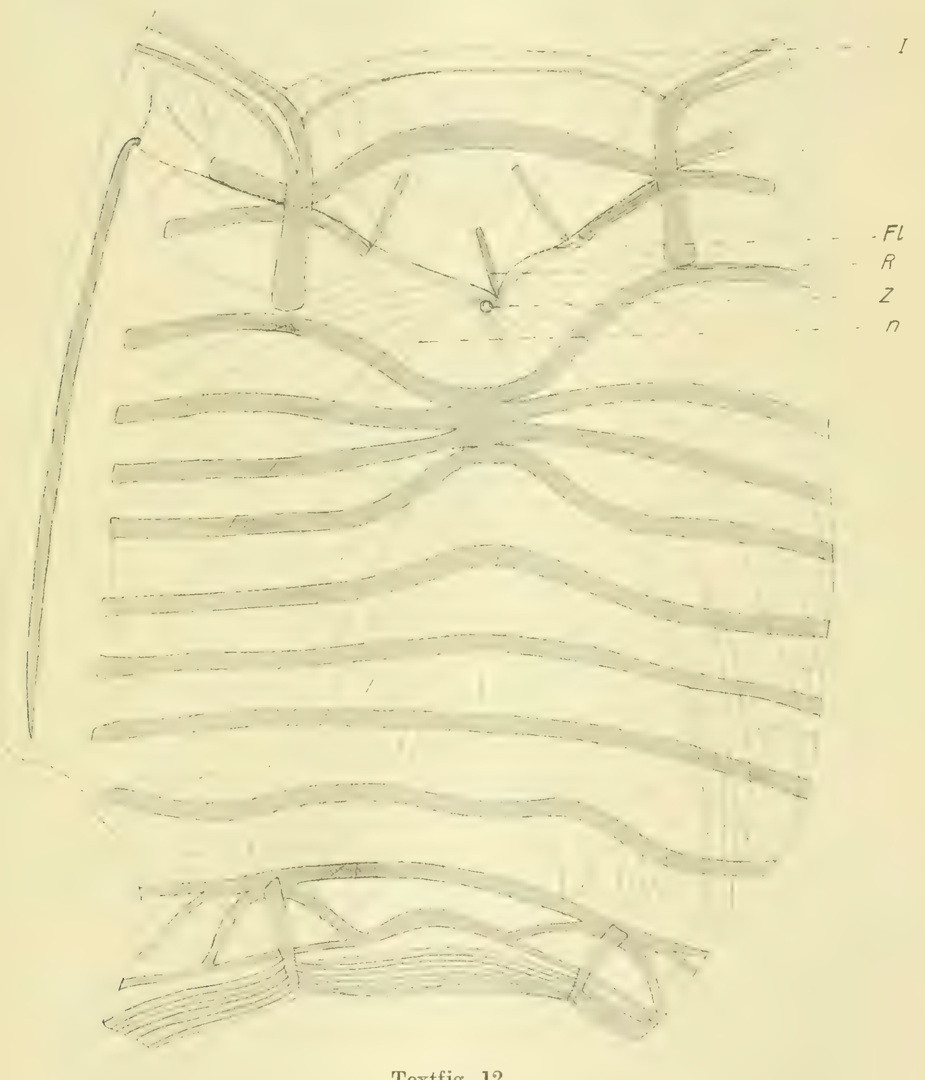
Textfig. 11.

Salpa floridana greg., Nervencentrum.

verläuft dorsal, nicht, wie nach APSTEIN, ventral weiter, um sich wieder zusammenzuschließen. Erst in der Nähe der Egestionsöffnung spaltet sich dieser Muskel wieder dorsal und umspannt reifenartig auch ventral den Körper. Auf der ventralen Seite setzen kurze Längsmuskeln, nach dem Körperende zu gerichtet, an. Eine von APSTEIN angegebene ventrale Spaltung habe ich nicht sehen können. — Vielleicht deuten diese Verschiedenheiten darauf hin, daß die Individuen von verschiedenen Ketten zuweilen verschiedene Anordnung der Muskulatur zeigen.

Salpa cylindrica sol. (Textfig. 12 und 13).

Bei Station 57 im Guineastrom, am 13. September 1898 gefangen und in FLEMMINGscher Lösung konserviert. Größe: 16 mm.

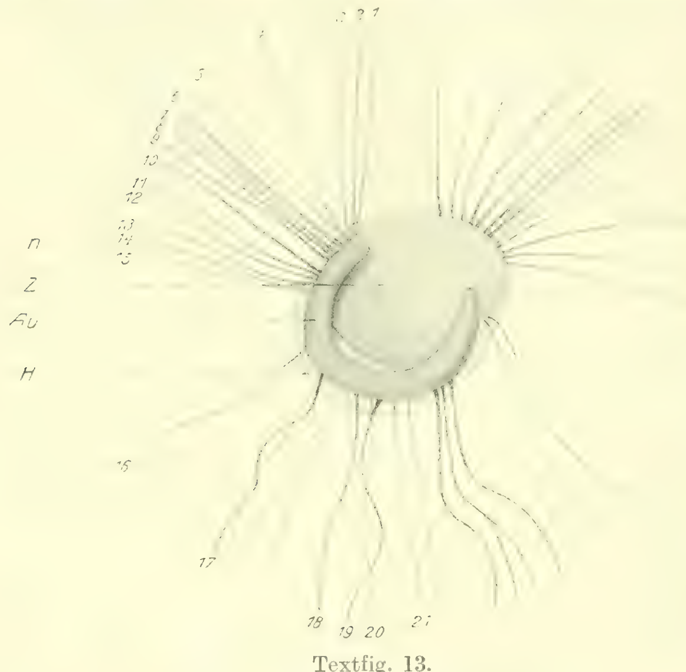


Textfig. 12.
Salpa cylindrica sol., Flachpräparat. 1 : 9.

Das Exemplar war gut erhalten und zum Flachpräparat verwendbar (Fig. 12).

Das Nervencentrum mit seinem hufeisenförmigen Auge *Au*, ungefähr an der Grenze des vorderen Körperviertels gelegen, ist in der Abbildung (Fig. 13) etwas seitlich verschoben. Die Hülle *H* schließt sich eng dem Hirn an.

Die Nerven, 45 an Zahl, verlassen das Centralganglion in zwei deutlich getrennten Bündeln nach vorn. Nach hinten sind die Bündel nicht so scharf voneinander geschieden. Verfolgt man den Nerv *n* des rechten vorderen Bündels, so findet man, daß er sich nach dem letzten



Textfig. 13.
Salpa cylindrica sol., Nervencentrum.

Körpermuskel hin wendet. Es innervieren also die vorderen zwei Nervenbündel nicht bloß, wie man meinen sollte, die vordere Hälfte des Körpers.

Die Nerven ließen sich stets bis zu den Organen hin verfolgen, doch waren unzweideutige Innervierungen nicht zu entdecken. Anastomosen treten nur selten auf; meist handelt es sich um einfache Verzweigungen.

Salpa cylindrica greg. (Textfig. 14 *a* und *b*).

Station 198, auf der Grenze zwischen Gegenstrom und Monsunstrom. In Chromosmiumessigsäure konserviert. Größe: 7 mm.

Von dieser Art wurde ein Flachpräparat angefertigt. Das Nervencentrum, welches nur als dunkle Masse ohne jede Differenzierung zu erkennen war, wurde nicht besonders gezeichnet.

Auf der linken Seite des Hirns gehen nur sechs Nerven, darunter zwei starke, ab, auf der rechten Seite erkennt man deren acht.



Textfig. 14*a* u. *b*.
Salpa cylindrica greg., Vermutlich fremde Organismen. *a*, im Verlauf der Nerven; *b*, einzelliegend. (V. 2250).

Als ich die Nerven mikroskopisch untersuchte, hatte es den Anschein, als ob Kerne in der Nähe des Nervenknotens und auch im weiteren Verlauf der Nerven sich fänden. Bei starker Vergrößerung aber erkannte man, daß es sich um Zellen handelte, welche sich deutlich von dem Nerven, dem sie auflagen, abhoben (Fig. 14 a). Ich möchte sie für einzellige Organismen halten, da sie, allerdings nur in einem Falle getrennt von den Nerven beobachtet wurden (Fig. 14 b). Sehr merk-

würdig wäre es, wenn es sich hier wirklich um Kerne in den Nerven handeln sollte, und wenn sie nur bei dieser Art zu konstatieren wären.

Salpa maxima greg. (Fig. 15 und 16).

Station 50, Guineastrom. — In Chromosmiumessigsäure konserviert. — Größe: 45 mm.

Diese Species war zur Untersuchung im Flachpräparat nicht gut geeignet, da der Mantel trüb und nicht klar durchsichtig war, so daß



Textfig. 15.
Salpa maxima greg., von oben. 1:2.

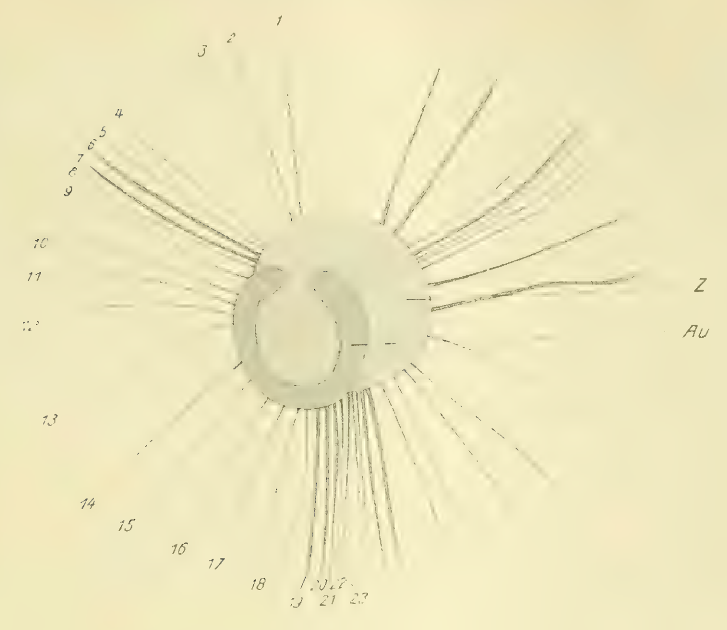
Textfig. 16.
Salpa maxima greg., Nervencentrum.

die Nerven nicht scharf genug hervortraten. Immerhin habe ich das Nervencentrum untersuchen können.

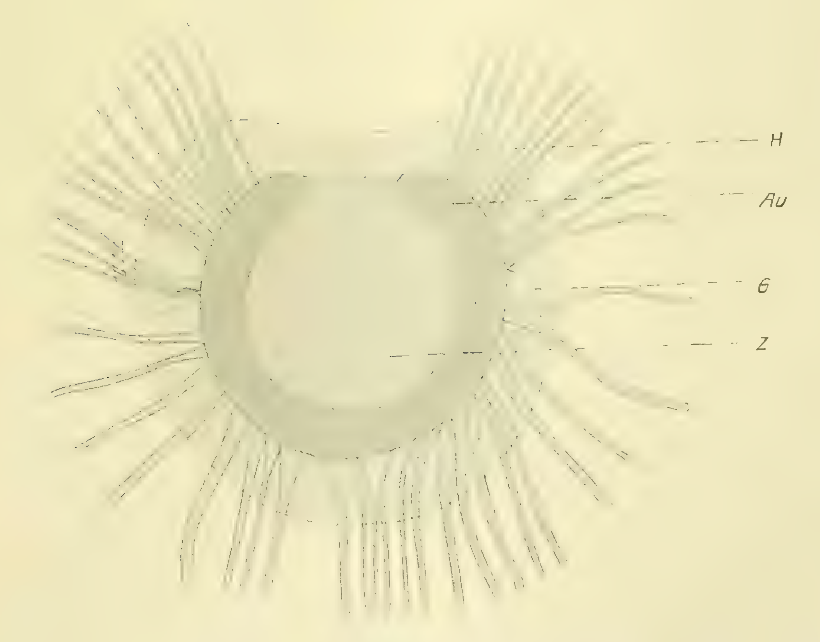
Es liegt etwa in der Mitte zwischen dem ersten Körpermuskel und der Egestionsöffnung dicht hinter dem Riechorgan.

Insgesamt gehen vom Centrum, mit dem für die Kettenform eigentümlich gestalteten Auge, 35 Nerven aus, von denen die seitlich nach vorn verlaufenden als besonders starke Fasern hervortreten (Fig. 16).

Die Muskulatur unterscheidet sich von der bei Streiff (Taf. 2, Fig. 14) angegebenen dadurch, daß ich die ersten vier Körpermuskeln



Textfig. 17.
Salpa fusiformis sol. (8 mm), Nervencentrum.



Textfig. 18.
Salpa fusiformis sol. (60 mm), Nervencentrum.

und den fünften mit dem sechsten zusammenhängend gefunden habe (Fig. 15). Dagegen hat STREIFF den ersten und zweiten vom dritten und vierten und den fünften vom sechsten deutlich getrennt abgebildet.

Salpa fusiformis sol. (Textfig. 17 und 18).

Ville-Franche, III. 1903. — Größe: 8 mm.

Das Gehirn liegt an der Grenze des vorderen Körperviertels. Es zeigt das typisch hufeisenförmige Auge und entsendet ungefähr 41 Nerven, die sich im Flachpräparat wegen der Fremdkörper auf dem Mantel, die die Nerven verdeckten, nicht gut verfolgen ließen. Ich habe nur einen einfachen Verlauf ohne viel Verzweigungen und Anastomosen konstatieren können.

Salpa fusiformis greg. (Textfig. 19).

Station 54, im Guineastrom. — Größe: 8 mm, mit Fortsätzen: 30 mm.

Das Nervencentrum, das etwa die gleiche Lage einnimmt, wie man



Textfig. 19.
Salpa fusiformis greg., Nervencentrum.

sie bei der solitären Form beobachtet, weist 25 Nerven auf, links 11 und rechts 13.

Histologisch ist das Gehirn von DOLLEY (S. 306) und BROOKS (pl. LVI, fig. 6) behandelt worden. Im übrigen sind nur skizzenhafte Zeichnungen in der Literatur vorhanden.

Leuckart ist der erste gewesen, der bei dieser Form die einzelnen Nerven eingehender verfolgt hat. Mit seinen Angaben über den Verlauf stimmen in der Hauptsache meine Beobachtungen überein. Nur kann ich nicht mit solcher Gewißheit wie er behaupten, daß z. B. (S. 21) der achte und neunte Nerv für den fünften und sechsten Atemmuskel (gleich Körpermuskel) bestimmt ist, zumal ich beobachtet habe, daß diese Nerven über die betreffenden Muskeln hinweggehen und vielleicht feine Ästchen an die Muskeln abgeben mögen, aber niemals selbst dort endigen.

Von einem elften Nerven, der sich nach der Kieme wendet (S. 21), habe ich, wie oben schon erwähnt, nichts gesehen.

Sehr wahrscheinlich dürfte sein, daß die beiden Körperfortsätze innerviert werden, da ich die Nerven bis in ihre Nähe habe verfolgen können.

Salpa fusiformis, forma *echinata*, greg.

Station 112, Ostrand des Benguelastromes, und Station 120, Trift der Westwinde, — zeigt in der Beschaffenheit des Hirns, in der Nervenzahl und ihrer Anordnung dieselben Verhältnisse wie *Salpa fusiformis* greg. Insgesamt habe ich bei dieser Form 21 und auch 24 Nerven gezählt. Im übrigen dürften sich die beiden Arten nicht wesentlich in bezug auf das Nervensystem voneinander unterscheiden.

Salpa amboinensis sol. (Textfig. 20 und 21).

Station 49, im Guineastrom. — In Chromosmiumessigsäure konserviert. — Größe: 22 mm.

Das Nervencentrum (Fig. 21) ist der Ingestionsöffnung stark genähert und liegt etwa im vordersten Siebentel des Körpers. Dies ist der einzige Fall bei den von mir untersuchten Salpen, wo es so weit nach vorn gerückt ist.

44 Nerven strahlen vom Hirn, wo Auge und Hülle deutlich zu sehen waren, nach dem stark muskulösen Körper (Fig. 20) hin aus. Die stärksten Stränge trifft man wieder an den typischen Stellen nach der Ingestionsöffnung zu verlaufend an. Von dieser seltenen Art standen mir nur zwei Exemplare zur Verfügung.

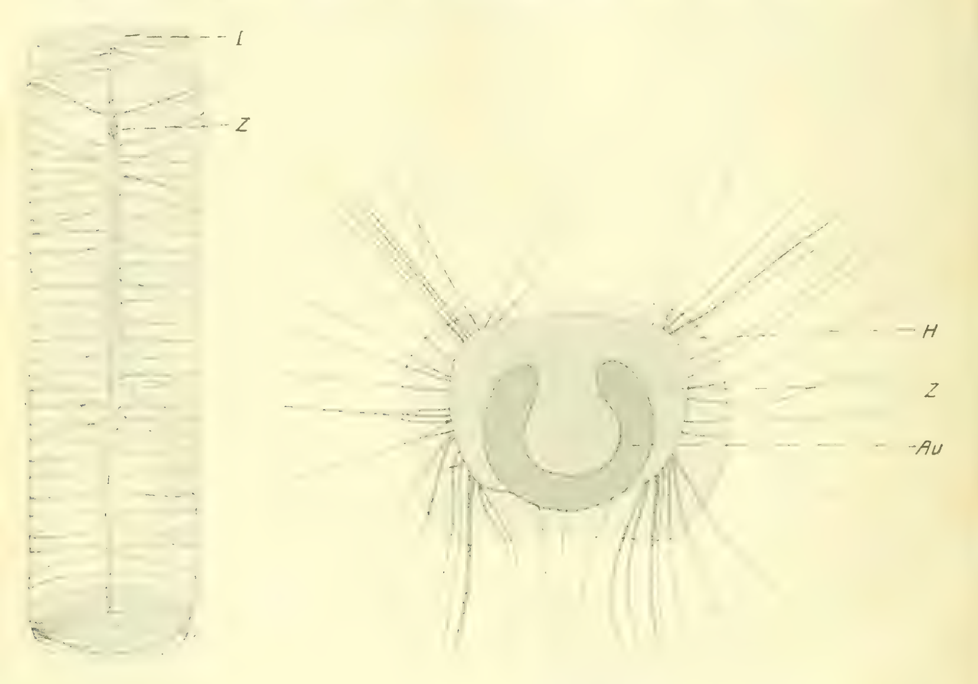
Salpa hexagona sol. (Textfig. 22 und 23).

Station 215, Monsunstrom. — Größe: 30 mm.

Bei diesem einen sehr gut konservierten Exemplare konnte ich nur das Gehirn untersuchen, das durch zwei eigentümlich langgestreckte Augen *Au* charakterisiert ist.

Das Nervencentrum (Fig. 23) hat hinsichtlich seiner Lage schon längst die Aufmerksamkeit der Forscher auf sich gezogen. Es liegt etwa in der Mitte des Körpers dem fünften Körpermuskel auf und ist im Vergleich zu den andern Salpenarten am weitesten von der Ingestionsöffnung entfernt.

Von den 26 Nerven erstrecken sich elf nach vorn, während die übrigen, mit Ausnahme von drei Nerven, die rechts seitlich abgehen, nach der Egestionsöffnung hin verlaufen. Auf der linken Seite habe



Textfig. 20.
Salpa amboinensis sol., von oben. 1 : 5.

Textfig. 21.
Salpa amboinensis sol. Nervencentrum.

ich entsprechende drei Nerven nicht beobachtet. — Die Muskulatur ist trotz der geringen Nervenzahl sehr stark ausgebildet (Fig. 22).

Salpa asymmetrica greg. (Textfig. 24).

Station 49, Guineastrom. — Größe: 5 mm.

Fowler (pl. L, figs. 5—8), der diese Art zuerst beschrieb, behandelte diese Species nur morphologisch. Das Nervensystem hat er unberücksichtigt gelassen.

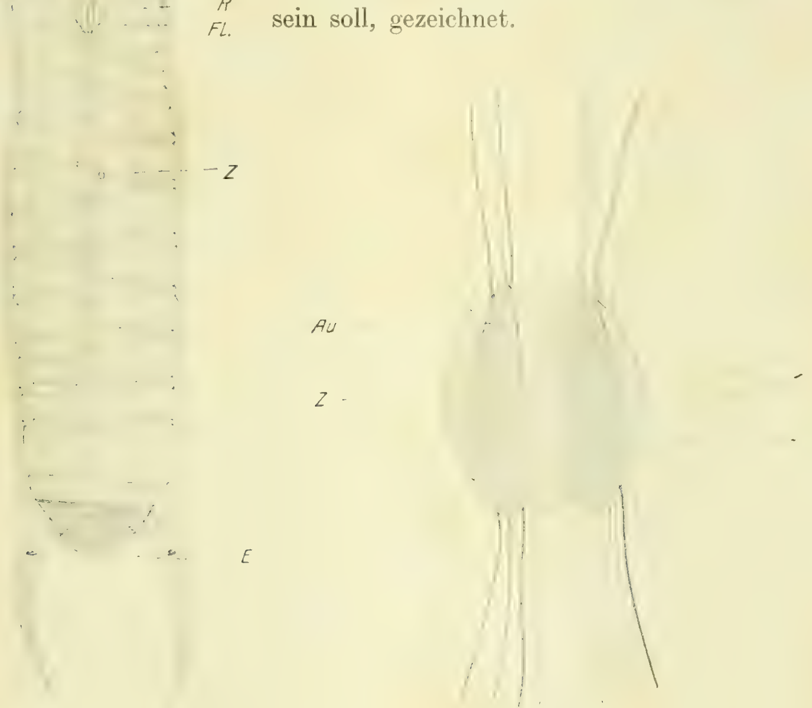
Wegen zu starker Schrumpfung ließen sich die Tiere nicht zu

Flachpräparaten verwenden. Doch habe ich das Centralganglion untersuchen können und fand dabei als einzig dastehenden Fall, daß die Nerven als feine Fäden von zipfelförmigen Anhängen am Hirn, in denen Kerne deutlich sichtbar waren, ausgingen (Fig. 24).

Salpa mucronata sol. (Textfig. 25).

Station 100, im Agulhasstrom. — Größe: 8 mm.

Diese Salpenspecies ist am häufigsten vertreten und daher auch in der Literatur am meisten behandelt worden. Bereits Savigny (1816, Taf. XXV) hat den Nervenknoten, aber ohne Nervenfäden bei *Jasis cylindrica*, die mit unsrer Art identisch sein soll, gezeichnet.



Textfig. 22.
Salpa hexagona sol., von oben. 1:4.

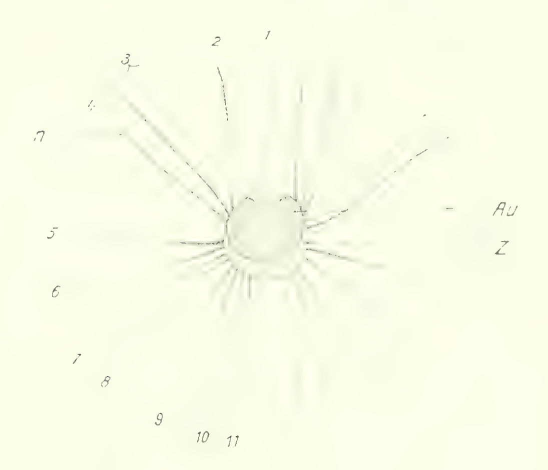
Textfig. 23.
Salpa hexagona sol., Nervencentrum.

Das Nervencentrum (Fig. 25) mit dem hufeisenförmigen Auge liegt fast an der Grenze des vorderen Körperviertels. Es entsendet im ganzen 24 Nerven. Leuckart (S. 22) gibt an, daß er nur acht Nervenpaare gesehen habe. Zwölf Nervenpaare dagegen zählen Vogt und Yung (S. 272). Jedenfalls steht fest, daß die Anzahl variiert.

Schnitte durch das Nervencentrum findet man bei BROOKS, der auch die Innervierung des Riechorgans abgebildet hat. Ich selbst habe gerade bei dieser Form ebenfalls gesehen, daß ein äußerst feiner Nerv



Textfig. 24.
Salpa asymmetrica greg., Nervencentrum.



Textfig. 25.
Salpa mucronata sol., Nervencentrum.

nach dem Riechorgan vom ersten Hauptnerven sich abzweigte. VOGT und YUNG (S. 272) haben nach ihren Angaben keine Abzweigung konstatieren können.

Die Nerven erstrecken sich, ohne sich wesentlich zu teilen, nach den

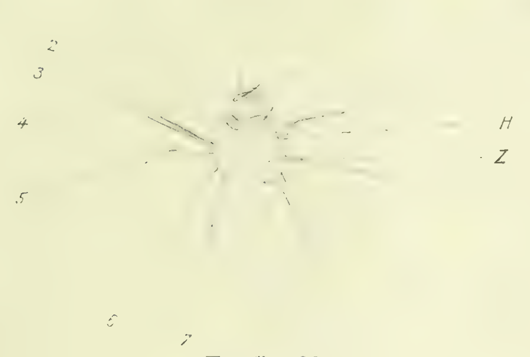
Organen und der Muskulatur hin. Letztere ist von Streiff (S. 38) ausführlich untersucht worden.

Salpa mucronata greg. (Textfig. 26 und 27).

Ville-Franche, 30. April 1910. — Größe: 7 mm.

Von dem Nervencentrum (Fig. 26) mit seinen drei Augenflecken, in der Mitte zwischen Körpermuskulatur und Ingestionsöffnung gelegen, strahlen ungefähr 20 Nerven aus. Man sieht es umschlossen von einer Hülle *H*.

Bei dieser Art habe ich mehrere Exemplare, möglichst von einer Kette, zunächst längs des Endostyls und dann direkt vor, bzw. hinter dem Nervencentrum quer durchschnitten. Auf diese Weise gelang es



Textfig. 26.
Salpa mucronata greg., Nervencentrum.



Textfig. 27.
Salpa mucronata greg., Innervierung der Ingestionsöffnung (V. 250).

mir, wie schon im ersten Teil erwähnt, Flachpräparate, fast frei von Falten, herzustellen, an denen sich die Nerven vom Hirn aus über den Körper hin recht gut verfolgen ließen.

Der Verlauf der Nerven gleicht dem der solitären Form. Im wesentlichen stimmt er mit der Beschreibung von Leuckart (S. 22) überein, nur daß die Innervierung bestimmter Muskeln — ich konnte z. B. bestätigen, daß an den Musculus levator (Leuckart, S. 23) ein Nerv herantritt — sich nicht ermitteln ließ.

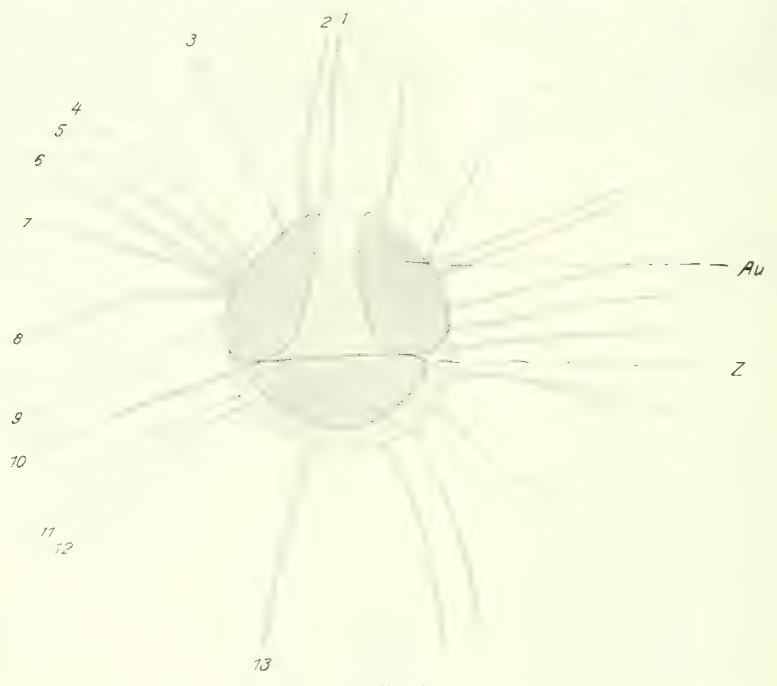
Was speziell die Muskulatur der Ingestionsöffnung anbelangt (Fig. 27), so teilt sich der zu ihr verstreichende Nerv, zieht über den Muskel hinweg und strahlt anscheinend in eine tripolare, kernhaltige Ganglienzelle aus, ähnlich der, die Ussow 1876 (Taf. VII, Fig. 48) als »quadripolare Nervenzelle« bei *Salpa maxima* sol. beobachtet hat. Diese

Beobachtung ist indessen nur einmal gemacht worden. — Die Nerven nach dem äußeren Rande der Ingestionsöffnung werden so dünn, daß man die Art und Weise der Innervation nicht erkennen kann.

Salpa flagellifera sol. (Textfig. 28 und 29).

Station 86, Westrand des Benguelastroms. — Größe: 27 mm.

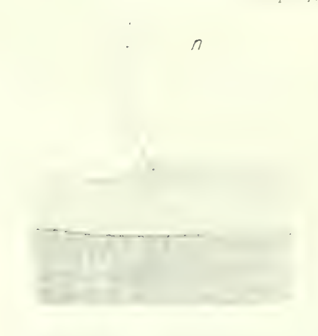
Bei dieser sehr seltenen Form, die aber auf der deutschen Tiefsee-



Textfig. 28.

Salpa flagellifera sol., Nervencentrum.

expedition in großen Mengen gefangen wurde, liegt das Nervencentrum mit dem dreiteiligen Auge (abweichend von der Hufeisenform der solitären Salpe) ungefähr im vordersten Sechstel des Körpers.



Textfig. 29.

Salpa flagellifera sol., Innervierung eines Muskels (V. 2250).

Von ihm strahlen 25 Nerven aus (Textfig. 28), die sich, nahezu ungeteilt, über den ganzen Körper hin ausbreiten.

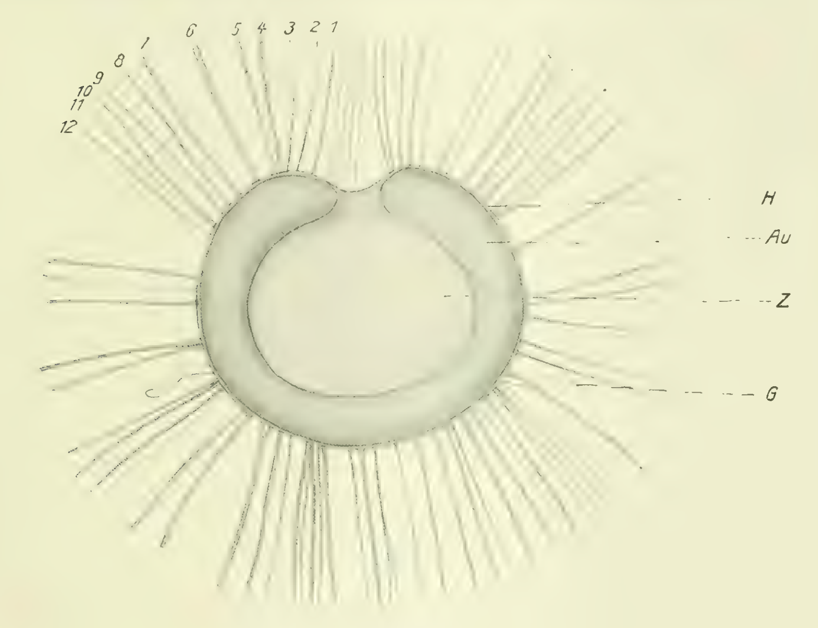
Vermutlich werden die beiden Körperfortsätze nach dem Endabschnitte zu innerviert. — Anastomosen waren nicht zu finden.

Fig. 29 zeigt einen an den Muskel herantretenden Nerv, der an einer kernhaltigen Zelle endet, die sich flach an den Muskel anlegt. Vielleicht handelt es sich um eine Muskelinnervierung.

Salpa confoederata sol. (Textfig. 30).

Station 261, auf der Grenze zwischen kaltem Küstenwasser und Monsunstrom. — Größe: 55 mm.

Das Nervencentrum, an der Grenze des vorderen Körperviertels gelegen, entsendet 71 Nerven (Fig. 30). Es ist auffällig, daß diese Form, der die größte Zahl von Nerven zukommen, eine nur schwach entwickelte



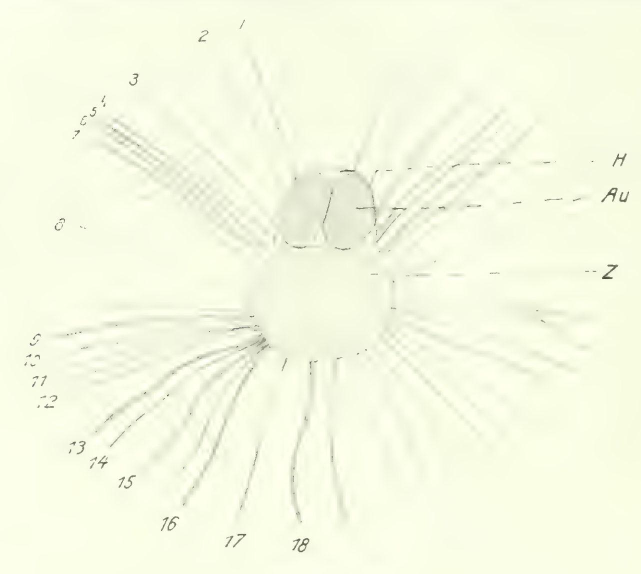
Textfig. 30.
Salpa confoederata sol., Nervencentrum.

Muskulatur aufweist. Wegen der Größe des Tieres und wegen der Dicke des Mantels ließ sich eine spezielle Untersuchung schwerlich vornehmen. Dennoch habe ich konstatieren können, daß Anastomosen durchaus nicht so reichlich auftreten, wie bei *Salpa pinnata* sol. Die Gehörorgane setzen sich in kurzen Schläuchen dem Hirn an.

Salpa confoederata greg. (Textfig. 31—34).

Station 263, auf der Grenze zwischen kaltem Küstenwasser und Monsunstrom. — Größe 23 mm.

Das Nervencentrum liegt an der Grenze des vorderen Körperdrittels. Es ist von einer Hülle umgeben und sendet 43 Nerven aus (Fig. 31).



Textfig. 31.

Salpa confoederata greg., (23 mm), Nervencentrum.



Textfig. 32.

Salpa confoederata greg., (6 mm), Nervencentrum.

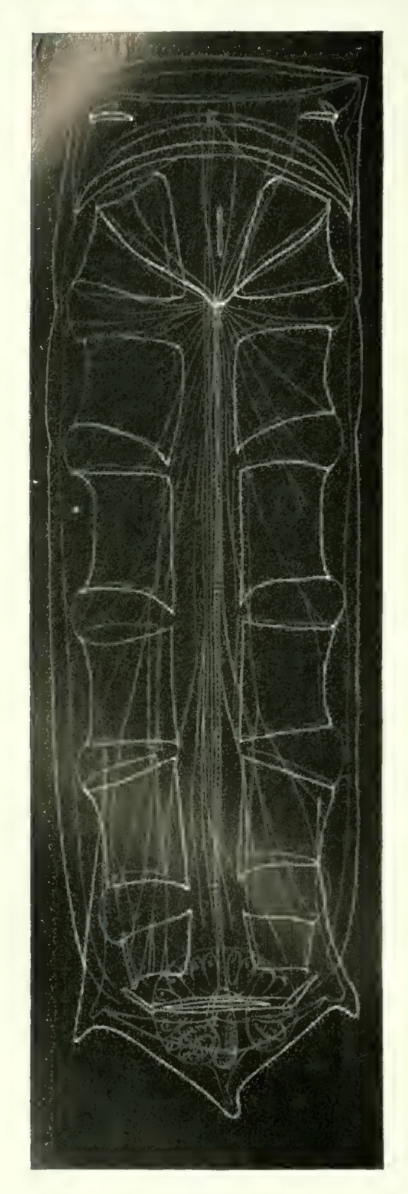
Der Verlauf der Nerven, der auch von Apstein (deutsche Südpolar-Expedition, S. 184) untersucht worden ist, zeigt ganz besonders am Endabschnitt des Körpers Kreuzungen und Anastomosen (Fig. 34).

Textfig. 33.
Salpa confoederata sol., greg., (60 mm). Nervencentrum.



Textfig. 34*a* u. *b*.
Salpa confoederata greg., *a*, Nervenkreuzung; *b*, Anastomose. (Comp.-Oc. 18, Ob. C.).

Insbesondere kann man deutlich erkennen, daß die nach hinten verstreichenden Fasern über den quer verlaufenden liegen: ein Verhalten, das bei allen andern von mir untersuchten Arten selten oder gar nicht zu bemerken ist.



Textfig. 35.
Salpa zonaria sol., von oben. 1 : 1.

Das jüngere, 6 mm große Tier, zeigt gleichfalls — wenn auch nicht so häufig wie bei dem älteren — Anastomosen und Kreuzungen der Nerven.

Schon 1815 wurde durch Savigny diese Art untersucht. In seiner Zeichnung (Taf. XXIV), in der das Tier als Flachpräparat dargestellt wurde, ist der Nervenknoten für *Pegea octofera* (= *Salpa confoederata*), aber wieder ohne Nerven, angegeben.

Salpa zonaria sol. (Textfig. 35 und 36).

Station 214, im Monsunstrom. — Größe: 35 mm.

Das Nervencentrum liegt nahezu an der Grenze des vorderen Körperviertels. Das Auge auf dem Hirn kann, wenn man bei dem Bilde bleiben will, mit einem auseinander gebogenen Hufeisen verglichen werden. Der rechten, wie der linken Seite des Hirns setzt sich ein Organ an, vielleicht dasselbe Gebilde, das Metcalf (1895) bei der gregaten Form »the lateral outgrowth« (S. 334) nennt.

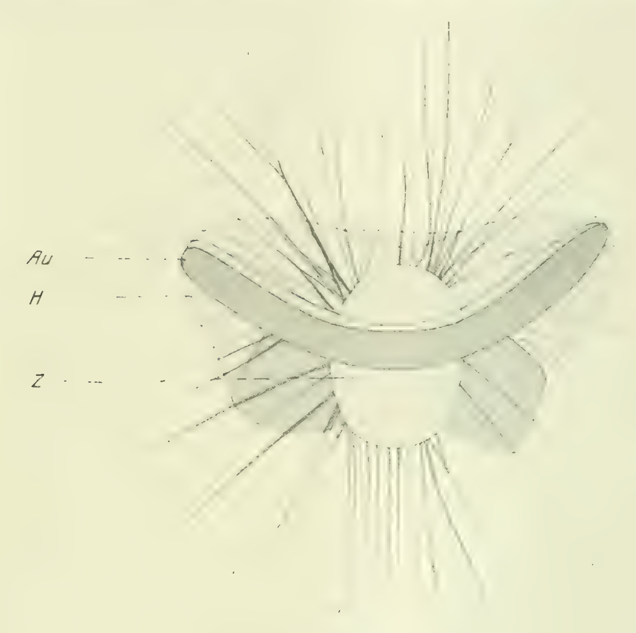
48 Nerven gehen vom Centrum (Textfig. 36), das geradezu in einer Kapsel eingeschlossen liegt, aus. So weit, als es mir möglich war, habe ich sie an dem nur in einem Exemplar vorhandenen, prächtig erhaltenen Objekte verfolgt, wobei es

mir gelungen ist, nach der Egestionsöffnung zu Nervenkreuzungen und Anastomosen festzustellen (Textfig. 35).

Salpa zonaria greg. (Textfig. 37 und 38).

Station 223, westliche Grenze zwischen Gegenstrom und Südäquatorialstrom. — Größe: 20 mm, mit Anhang 25 mm.

Auch hier liegt das Nervencentrum an der Grenze des vorderen Körperviertels. Das einzige Exemplar ist ebenso ausgezeichnet, wie

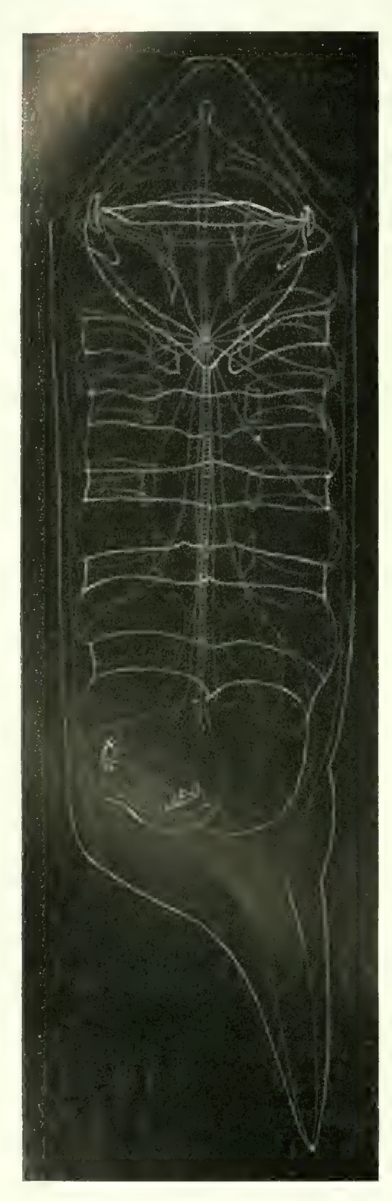


Textfig. 36.
Salpa zonaria sol., Nervencentrum.

die solitäre Form erhalten. Deutlich setzt sich das kugelförmige Auge *Au* vom Hirn ab.

Zu beiden Seiten des Hirns liegen annähernd dreieckige, kernhaltige Gebilde, von denen je ein Nerv abgeht. Herdmann 1888 (S. 72) hat dies Organ, das man bei den andern Salpen niemals findet, bei *Salpa nitida* (= *Salpa zonaria*, nach Ihle) gesehen und beschreibt es folgendermaßen: »On one of the smaller nerves springing from one side of the ganglion a small rounded mass is placed«. Metcalf (1895) teilt sogar mit, daß Nerven nach diesem Organe hin verlaufen (S. 334, »nerves connecting the lateral outgrowth with the ganglion«). Wohin die vom Organ ausgehenden Nerven verlaufen, habe ich nicht feststellen können.

Das »eigenartige Organ« an den beiden Körperenden, auf das Apstein (Südpolar-Expedition, S. 183) aufmerksam macht, habe ich nicht entdecken können. Dies dürfte sich vielleicht aus dem Größen-, bzw. Altersunterschied der Objekte erklären. Apstein diente ein junges, 9 mm großes Individuum zur Untersuchung, während mein Exemplar die Größe von 20 mm hatte.



Textfig 37.
Salpa zonaria greg., von oben. 1 : 6.

Anastomosen und Nervenkreuzungen wurden, im Gegensatz zur solitären Form, nicht gefunden.

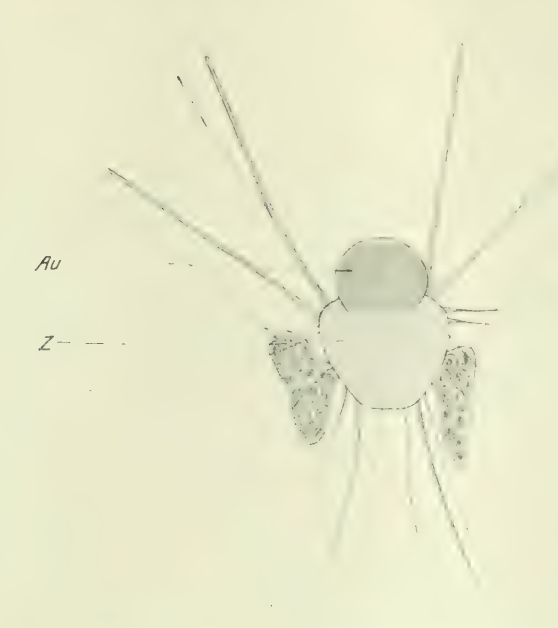
Recht auffällig ist im Gegensatz zu sonstigen Salpen die strenge Symmetrie, welche bei der Anordnung der 32 Nerven nach Zahl und Stärke sich geltend macht. Nach der Ingestionsöffnung zu verlaufen zwei Paar besonders starke Nerven, von deren erstem Paare je ein feiner Nerv sich abzweigt. Dann folgen drei Paar Nerven, die seitlich verlaufen, und schließlich drei Paar Nerven, die sich nach der Egestionsöffnung zu erstrecken. Unter diesen letzteren zeichnet sich das mittlere Paar durch besondere Stärke aus (Textfig. 38).

Salpa Tilesii greg. (Textfig. 39).

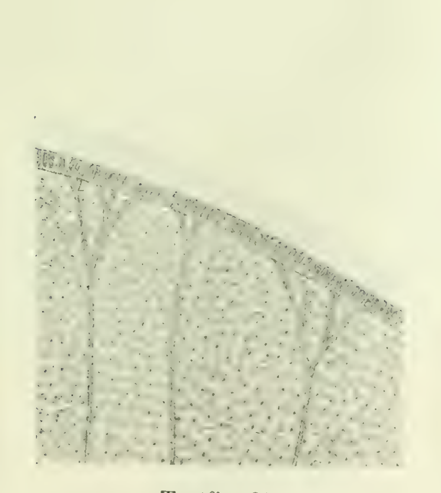
Station 173, zwischen Trift der Westwinde und Südäquatorialstrom. — Größe: 7,5 mm, junge Kette.

Vom Nervencentrum, an der Grenze des vorderen Körperdrittels gelegen, gehen gegen 31 Nerven aus. Die Zahl ist jedoch nicht sicher, da das Präparat die Nerven nicht gut erkennen ließ.

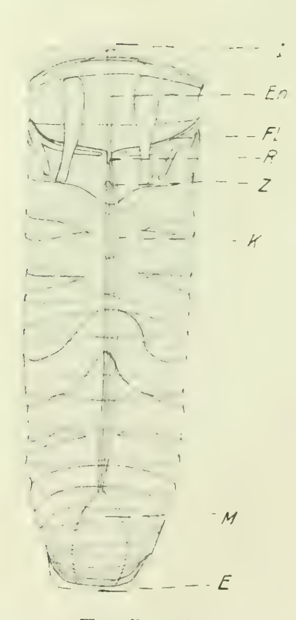
Am besten habe ich die gegen die Ingestionsöffnung ausstrahlenden



Textfig. 38.
Salpa zonaria greg., Nervencentrum.



Textfig. 39.
Salpa Tilesii greg., Innervierung der Ingestionsöffnung. (Comp.-Oc. 2, Ob. C.).



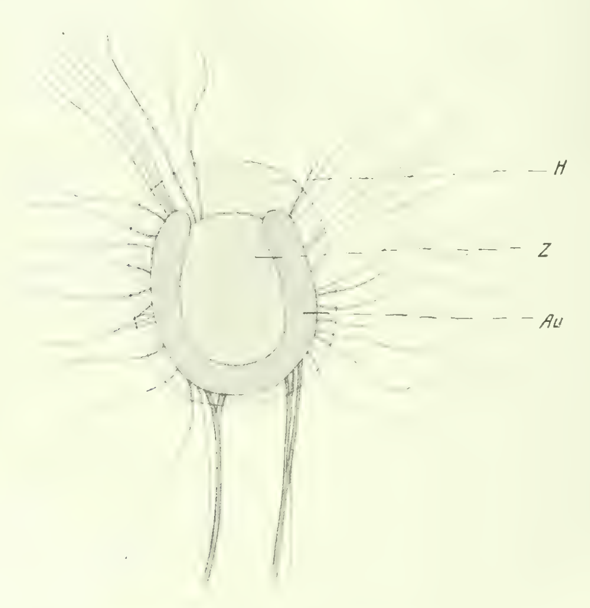
Textfig. 40.
Salpa magalhanica sol., von oben. 1 : 6.

Nerven verfolgen können. Eine Innervierung des Randes der Ingestionsöffnung stellt Fig. 39 dar. Die Nerven verlaufen über die stark pigmentierte Tunika und treten, ohne feiner und dünner zu werden, an den äußeren Rand heran.

Salpa magalhanica sol. (Textfig. 40 und 41).

Station 118, auf der Grenze zwischen Agulhasstrom und Benguelastrom. — Größe: 15 mm.

Das Nervencentrum (Textfig. 41), in einer Hülle eingeschlossen,



Textfig. 41.
Salpa magalhanica sol., Nervencentrum.

liegt an der Grenze des vorderen Körperviertels. Sein hufeisenförmiges Auge *Au* ist deutlich zu erkennen.

Von den 32 Nerven sind die nach der Egestionsöffnung zu gerichteten am stärksten ausgebildet.

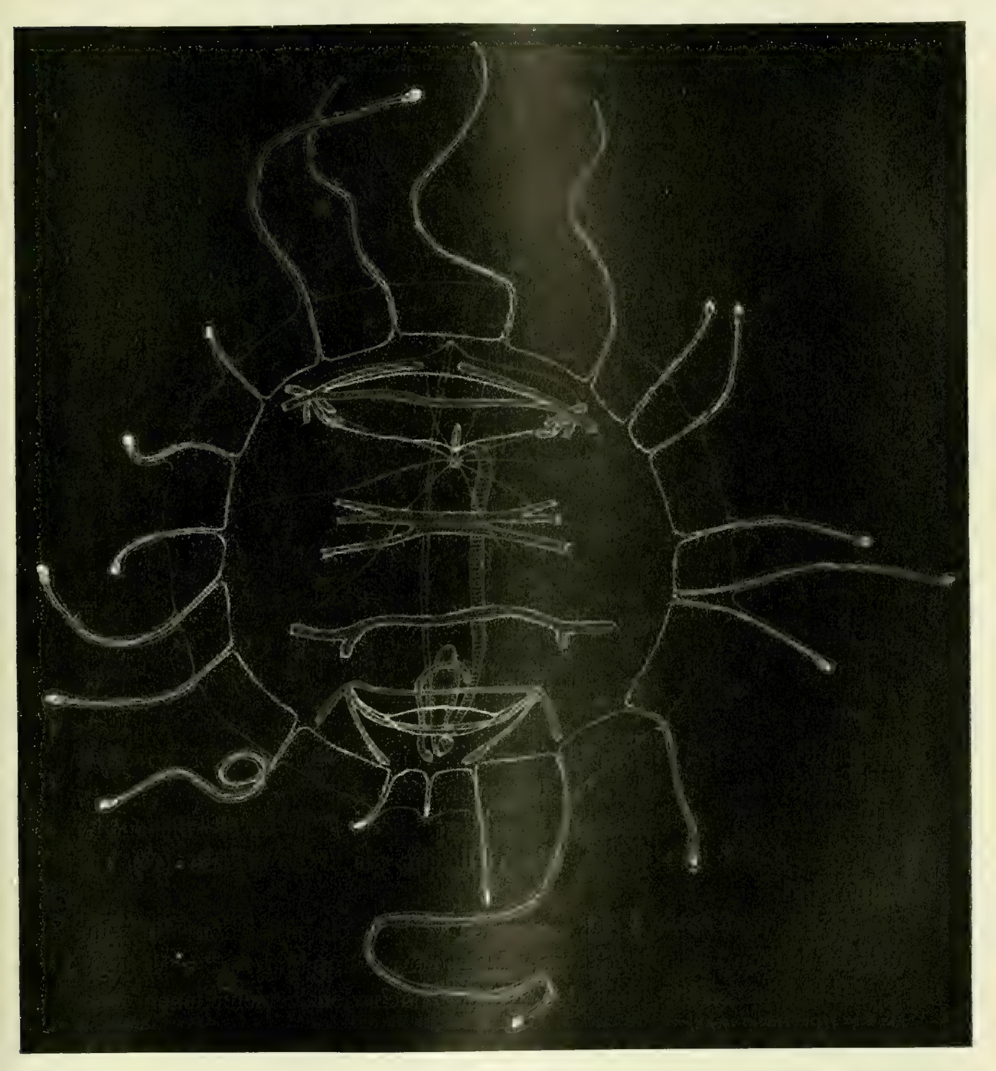
Eng legt sich bei dem einzigen, wohl erhaltenen Exemplare der äußere Mantel an (Fig. 40).

Salpa Henseni sol. (Textfig. 42 und 43).

Station 235, Südäquatorialstrom. — Größe: 15 mm.

Diese Art ist die einzige Salpe, die eine kugelige Körperform (Fig. 42)

aufweist. Das Nervencentrum mit seinem hufeisenförmigen Auge liegt in der Nähe der Ingestionsöffnung und sendet etwa 55 Nerven nach allen Seiten hin aus (Fig. 43).



Textfig. 42.
Salpa Henseni sol., von oben. 1 : 5.

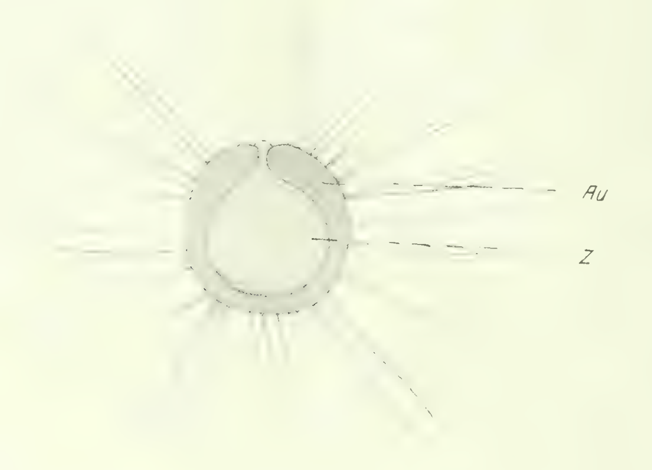
Die Muskulatur ist so schwach ausgebildet, daß die Nerven nicht allein zu ihrer Innervierung dienen können. Wenn sie trotzdem in reicher Zahl vertreten sind, so dürfte dies durch die auffällig langen und

zahlreichen Tentakeln bedingt sein, welche offenbar — ich habe dies freilich nicht direkt verfolgen können — von Nerven versorgt werden.

Salpa Henseni greg. (Textfig. 44 und 45).

Station 239, Südäquatorialstrom. — Größe: 13 mm.

Das Nervencentrum (Textfig. 45) mit seinen zwei Augenflecken, in



Textfig. 43.
Salpa Henseni sol., Nervencentrum.

einer Hülle eingeschlossen, liegt ungefähr in der Mitte zwischen dem ersten Körpermuskel und der Ingestionsöffnung.

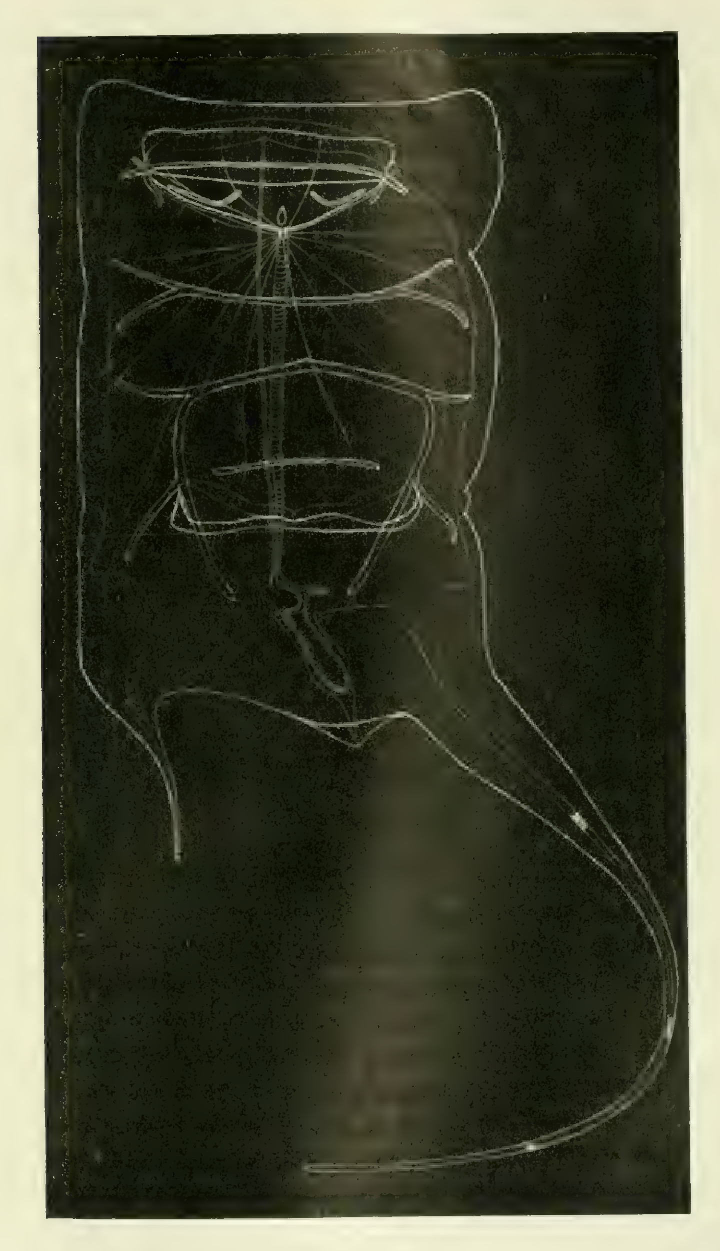
Zu beiden Seiten des Hirns machen sich zwei bläschenförmige Gebilde bemerkbar, die vielleicht als Gehörorgane (*G*) zu deuten sind.

Die Nerven, 25 an Zahl, versorgen vermutlich außer den Muskeln auch die beiden Körperfortsätze. Meist sehr dünn und zart verlaufen sie, nahezu ungeteilt, über den Körper nach den verschiedenen Organen (Textfig. 44).

III. Vergleichender Teil.

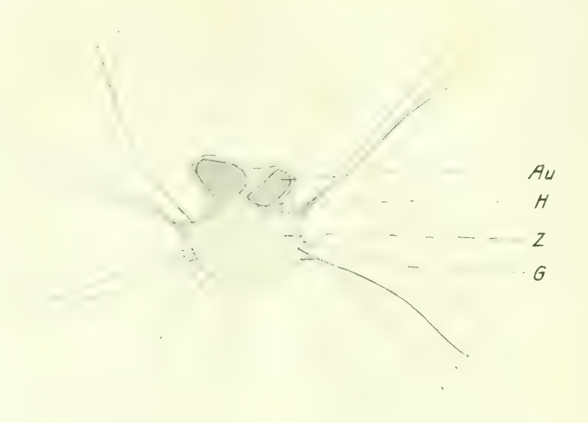
a. Vergleich der Nervensystems der Salpen untereinander.

Weniger Wichtiges, aber doch immerhin Interessantes bietet die Betrachtung, wie sich die Größe des Gehirnes zur Größe des Tieres



Textfig. 44.
Salpa Henseni greg., von oben. 1 : 7.

verhält. Für die natürliche Größe des Hirns habe ich allerdings nur das Verhältnis, in dem die Nervencentren zueinander stehen, in Zahlen angegeben. Wenn QUOY und GAIMARD schreiben, so haben sie gewiß recht, daß das Nervencentrum größerer Salpen verhältnismäßig nicht viel größer wird, als es bei jungen Salpen bereits ist (S. 566). Im großen und ganzen handelt es sich um geringe Größenunterschiede, die immerhin auf meinen bei gleicher Vergrößerung (ZEISS, Comp. Ocular 2 und Objektiv C) mit dem Zeichenapparat entworfenen Figuren deutlich hervortreten.



Textfig. 45.
Salpa Henseni greg., Nervencentrum.

Was ich in Hinsicht auf Hirn- und Individuengröße habe konstatieren können, ist folgendes: Mit der Größe des Individuums nimmt auch die Größe des Nervencentrums zu, wie es z. B. bei *Salpa pinnata* sol. und *Salpa confoederata* greg. klar ersichtlich ist. Der Längsdurchmesser des Hirns der *Salpa pinnata* sol. von 60 mm Größe verhält sich zum Längsdurchmesser des Hirns derselben nur 26 mm großen Art etwa wie drei zu zwei. Ähnliches zeigt sich bei *Salpa confoederata* greg., deren Längsdurchmesser des Gehirns bei einem 60 mm langen Tiere sich zu dem eines 23 mm langen Tieres wie zwei zu eins verhält (Fig. 31 und 33). — Es ist ja schließlich selbstverständlich, daß mit der Größe des Tieres auch die Hirngröße zunimmt. Im jugendlichen Zustande scheint dies indessen nicht so merklich der Fall zu sein. Ein 6 mm langes Individuum von *Salpa confoederata* greg. hat ziemlich die gleiche Hirngröße wie ein 23 mm langes.

Bedeutungsvoller scheinen nun die Unterschiede in der Größe des Nervencentrums bei der solitären und gregaten Form zu sein. Im allgemeinen ergibt es sich, daß die solitäre Form ein wohl entwickelteres, größeres Hirnganglion aufweist, als die gregate. Bei einer 25 mm großen Salpa *pinnata* sol. verhält sich der Längsdurchmesser des Hirns zu dem der Kettenform von gleicher Größe etwa wie 34 zu 27. Ähnliche Verhältnisse ließen sich bei fast sämtlichen Salpen nachweisen, deren beide Generationen mir zur Verfügung standen.

Diese charakteristischen Unterschiede zwischen solitärer und gregater Form treten nicht nur in bezug auf Hirngröße hervor, sondern noch sinnfälliger bei Betrachtung der Nervenanzahl. Eine *Salpa pinnata* greg. von 45 mm Größe zeigt 49 Nerven, während vom Nervencentrum einer nur 26 mm großen *Salpa pinnata* sol. nicht weniger als 72 Nerven ausgehen. Die nachfolgende Tabelle mag dies Verhalten bei verschiedenen Arten demonstrieren:

Salpa:	Größe in mm	Nervenanzahl
fusiformis sol.	8	31
» greg.	30	24
mucronata sol	8	24
» greg.	7	20
confoederata sol.	55	71
» greg.	60	51
zonaria sol.	35	48
» greg.	25	16
Henseni sol.	15	55
» greg.	13	25

Die größere Anzahl von Nerven bei der Ammenform dürfte gewiß durch die stärkere Entwicklung der Muskulatur bedingt sein. Damit aber ist nicht etwa gesagt, daß die stark muskulösen Salpen stets einen gut ausgebildeten Nervenapparat besitzen. Nicht weniger als 71 Nerven strahlen vom Hirn einer *Salpa confoederata* sol. mit schwach entwickelter Muskulatur aus. Eine auffallend stark entwickelte Muskulatur weist *Salpa hexagona* sol. auf, und doch zählt man hier nur 26 Nerven. Ferner unterscheidet sich die Muskulatur der solitären *Salpa Henseni* von der der gregaten Form derselben Art nur wenig in ihrer Entwicklung. Dennoch finden sich bei der Ammenform 55 Nerven, dagegen bei der Kettenform 25 Nerven. Die solitäre Form, die Trägerin der Kette, ist eben gegen äußere Reize und feindliche Angriffe auf sich allein angewiesen. Schon aus diesem Grunde dürfte ihr ein wohl aus-

gebildeteres Nervensystem als der gregaten Form, bei der sich ein Reiz auf eine Gesamtheit von Individuen erstreckt, zukommen.

Wenn bei den einzelnen Autoren eine verschiedene Zahl von Nerven angegeben ist, so mag der Grund darin liegen, daß in der Tat die Nervenzahl ebenso bei gleich entwickelten solitären Salpen, wie auch bei Individuen einer und derselben Kette Schwankungen unterliegt. Dies geht aus folgender Tabelle hervor:

Salpa:	Größe in mm	Nervenanzahl
pinnata sol.	26	72
» »	25	75
{ *pinnata* greg.	25	52
{ » »	25	54
{ *asymmetrica* greg.	5	21
{ » »	5	20
{ *mucronata* greg.	7	20
{ » »	7	21
{ *confoederata* greg.	23	41
{ » »	23	43
{ » »	6	38
{ » »	6	43

Die Klammer bedeutet, daß die Individuen einer Kette angehören.

In der Hauptsache aber wird durch so geringe Abweichungen die für die einzelnen Species charakteristische Nervenzahl nicht geändert. Z. B. weist die geringste Nervenzahl, nämlich 20—22, *Salpa mucronata* bei einer durchschnittlichen Größe von 7 mm auf. Die weitaus größeren Salpen, z. B. *Salpa pinnata*, *S. affinis*, *S. confoederata* zählen in der solitären Form etwa 70, in der gregaten Form gegen 50 Nerven. Die Bemerkung Leuckarts (S. 20), daß »im allgemeinen die Zahl dieser Nervenpaare mit der Größe der Tiere sehr beträchtlich zuzunehmen scheine«, bestätigt sich hiermit. Aber innerhalb derselben Art bleibt mit zunehmender Größe des Tieres die Anzahl der Nerven immerhin ziemlich konstant, wie aus folgendem ersichtlich ist:

S. pinnata sol. (60 mm) mit 65 Nerven
» » (26 mm) » 72 »

S. confoederata greg. (60 mm) mit 51 Nerven
» » (23 mm) » 41 »
» » (6 mm) » 43 »

Die Nerven in einzelnen Gruppen zusammenzufassen, hält meines Erachtens ziemlich schwer. Im allgemeinen zerfallen die Nerven, wie auch APSTEIN (Südpolar-Expedition, S. 184) betonte, in zwei Gruppenpaare. Dies trifft besonders für *Salpa pinnata* sol. und greg., *S. cylindrica* sol., *S. mucronata* sol. und *S. confoederata* sol. und greg. zu. Die Medianebene scheidet die Nerven in eine linke und rechte Hälfte, deren jede wiederum in eine vordere und hintere Gruppe zerfällt. Die Grenze zwischen der vorderen, nach der Ingestionsöffnung verstreichenden, und der hinteren, gegen die Egestionsöffnung gerichteten Gruppe wird durch das Gehörorgan markiert.

Verfolgt man nun den äußersten seitlich verlaufenden Nerven (*n*) der nach der Ingestionsöffnung zu gerichteten Gruppe bei *Salpa pinnata* sol. (Taf. XXIV, Fig. 2), so führt er bis etwa zum vierten (vielleicht auch fünften) Körpermuskel. Der entsprechende Nerv *n* läßt sich bei der gregaten Form derselben Art bis in die Nähe des vereinigten Bogenmuskel und Lippenmuskel ventralwärts verfolgen. Der entsprechende Nerv *n* tritt bei *Salpa cylindrica* sol. (Fig. 12) bis an den letzten, achten Körpermuskel heran, während er bei *Salpa mucronata* sol. (Fig. 25) und *Salpa confoederata* greg. das Vorderende des Endostyls innerviert. Charakteristische Nervengruppen, die nach bestimmten Organen hinführen, dürften sich demnach schwerlich aufstellen lassen.

Mit Rücksicht auf die Innervierung der einzelnen Organsysteme lassen sich dennoch folgende Gruppen bilden:

1. Dorsale Gruppe zur Ingestionsöffnung und zum Riechorgan.
2. Dorsale Gruppe zur Egestionsöffnung.
3. Ventrale Gruppe zur Ingestionsöffnung.
4. Ventrale Gruppe zur Egestionsöffnung und zu den Körpermuskeln.
5. Meist durch besondere Stärke ausgezeichnete Nerven zu dem Flimmerbogen, den Leuchtorganen, dem Bogenmuskel und dem Endostyl.
6. Laterale Nerven zu den Körpermuskeln, Leuchtorganen und dem Endostyl.

Eine deutliche Gruppenbildung der Nerven vom Centrum aus ist allerdings nicht zu sehen. Ferner sind nur die wichtigsten und stärksten Nerven berücksichtigt worden.

Folgende Tabelle gibt die den einzelnen Gruppen zugehörigen Nerven nach Anzahl und Reihenfolge an. Die Nerven wurden in der Reihe vom ersten dorsalen Ingestions- bis zum letzten dorsalen Egestionsnerven numeriert.

Salpa:		1. Gruppe	2. Gruppe	3. Gruppe	4. Gruppe	5. Gruppe	6. Gruppe
pinnata sol.	Fig. 1.	1.—5.	23.—27.	6.—7.	18.—23.	7.—8.	9.—18.
» greg.	» 8.	1.—4.	20.—23.	4.—6.	19.—20.	7.	8.—18.
cylindrica sol.	» 13.	1.—6.	19.—21.	6.—7.	15.—18.	8.	9.—14.
» greg.	—	1.—2.	8.	3.—4.	7.	4.	4.—6.
fusiformis sol.	» 17.	1.—6.	21.—23.	6.—7.	19.—20.	8.	9.—18.
» greg.	» 19.	1.—2.	9.	3.—4.	8.	5.	5.—7.
mucronata sol.	» 25.	1.—2.	11.	3.	10.	4.	5.—9.
» greg.	» 26.	1.	7.	2.	6.	3.	4.—5.
flagellifera sol.	» 28.	1.—3.	13.	4.	13.	5.	6.—12.
confoederata sol.	» 30.	1.—7.	?	8.—11.	?	12. ?	?
» greg. (6 mm)	» 32.	1.—5.	18.—21.	5.—7.	14.—17.	8.—9.	10.—14.
» greg. (23 mm)	» 31.	1.—3.	15.—18.	4.—5.	14.—15.	6.	7.—14.

Was die Anastomosen betrifft, so weisen sie die fast alle von mir untersuchten Salpen auf. Viel Anastomosen zeigen: *Salpa pinnata* sol., *S. confoederata* greg. und *S. zonaria* sol., dagegen zeigen weniger: *Salpa pinnata* greg., *S. cylindrica* sol. und greg., *S. fusiformis* sol. und greg., *S. flagellifera* sol. und *S. mucronata* sol. und greg. Bei den letztgenannten Arten verlaufen die Nerven meist in gerader Richtung, nahezu ungeteilt, nach den Organen hin. — Nervenkreuzungen konnte ich nur bei *Salpa confoederata* greg. und *S. zonaria* sol. konstatieren.

b. Vergleich des Nervensystems der Salpen mit dem der anderen Tunikaten.

In diesem Abschnitt seien einige Bemerkungen über den Vergleich des Nervensystems mit dem der übrigen Tunikaten nach fremden und eigenen Beobachtungen gegeben.

Die charakteristischen Merkmale, die alle Tunikaten miteinander gemeinsam haben, findet man bei Ussow, der bis jetzt die eingehendste Arbeit über eine vergleichende Darstellung des Nervensystems der Tunikaten gab, bereits zusammengestellt. Was die Lage des Nervencentrums betrifft, so schreibt Ussow (1875, S. 3): »Alle von mir untersuchten Manteltiere (die Appendikularienart ausgenommen) haben einen einzigen unpaaren Nervenknoten. . . . Er liegt stets an der Mittellinie an der Rückenfläche der Manteltiere, unweit oder dicht am Eingange in die Atemhöhle. Sowohl der Nervenknoten als auch alle peripherischen Nerven befinden sich in der durchsichtigen Schicht des inneren Mantels . . .« Hiermit stimmen in bezug auf die Aszidien

Lorlebergs Arbeit (1907, S. 217, »Das Hirnganglion liegt, wie bei allen Aszidien, innerhalb der primären Leibeshöhle in der Interoscularzone, d. h. zwischen den beiden Körperöffnungen, und zwar in der Medianebene auf der Dorsalseite des Tieres«), und die Angaben Neumanns (1906, Taf. XXIV) über Doliolum überein. Bei den Pyrosomen habe ich mich selbst von der Übereinstimmung mit den Salpen nicht nur in Hinsicht auf die Lage des Nervenknotens, auch hinsichtlich seiner histologischen Beschaffenheit überzeugen können.

Die feinere Struktur des Gehirns mag überhaupt bei sämtlichen Tunikaten kaum wesentlich voneinander verschieden sein. Dafür sprechen außer den Mitteilungen Ussows (1875, S. 3, »die meistenteils multipolaren Nervenzellen liegen gewöhnlich schichtenweise im peripherischen Teile des Ganglion, während das Centrum desselben von ihren Fortsätzen, welche in der Richtung der Längenachse des Knotens verlaufen, ausgefüllt wird«) die Untersuchungen Lorlebergs über Aszidien (S. 218): »Es lassen sich zwei Schichten im Ganglion unterscheiden: eine centrale und eine periphere. Die centrale besteht aus Nervenfasern, die periphere aus Ganglienzellen.« Für Appendikularien und Dolioliden dürfte, wie ja Ussow angibt, dasselbe gelten.

Der Bau der Nervenstränge dürfte gleichfalls bei allen Tunikaten Übereinstimmung aufweisen. So habe ich bei Pyrosomen und Salpen ähnliche Verhältnisse gefunden, wie sie Lorleberg für die Histologie bei Aszidiennerven schildert (S. 240): »In histologischer Beziehung zeichnen sich die peripheren Nerven bei *Styelopsis* durch äußerst wirren Faserverlauf aus.« Allerdings ist nach meinen Beobachtungen diese faserige Struktur bei dünnen Nerven, die man meist nur als stark lichtbrechende Linien sieht, nicht immer so gut zu erkennen, als bei starken Nerven.

Dies dürften die Merkmale gewesen sein, die die Tunikaten in bezug aufs Nervensystem gemeinsam haben. Nun seien ebenso die Hauptunterschiede des Nervensystems der Salpen von den übrigen Tunikaten hervorgehoben.

Morphologisch unterscheidet sich das Hirn der Appendikularien von dem der Salpen durch seine spindelförmige Gestalt. Ein Strang ganglиöser Knötchen, der bei den Appendikularien sich in den Ruderschwanz hinein erstreckt, ist bei den Salpen, denen keine frei schwimmende Larven zukommen, nicht ausgebildet.

Das Aszidienhirn unterscheidet sich von dem der Salpen in seiner Gestalt dadurch, daß es einen »cylindrischen, in der Mitte spindelförmigen verdickten Strang« (Lorleberg, S. 217) darstellt. Sehr wahr-

scheinlich dürfte es sein, daß die in Lorlebergs Arbeit erwähnten »Buccal- und Kloakalnerven« (S. 239) jenen Nervenbündeln der Salpen homolog sind, welche nach der Ingestions- und Egestionsöffnung zu verlaufen. Was ferner die Anzahl der Nerven betrifft, so zeichnen sich die Aszidien durch eine weit geringere Zahl aus. Während vom Salpenhirn etwa 30 Paar Nerven im Maximum und acht Paar im Minimum ausgehen, so findet man bei den Aszidien zwei, höchstens drei Paar Nervenstämme. Lorleberg gibt z. B. für *Styelopsis grossularia* »je ein Paar vordere und hintere Dorsalnerven« und ein Paar »ventraler Nerven« (S. 239) an. Dabei fehlt jedoch den meisten Aszidien das ventrale Nervenpaar (S. 222).

Diese Angaben beziehen sich auf Monaszidien. Die Gestalt des Nervenknotens der Synaszidien wird allgemein als elliptisch oder eiförmig bezeichnet (z. B. Herdmann, 1886 S. 20, »The nerve ganglion is usually elliptical in form.« — Maurice, S. 184, ». . . sa forme est celle d'un ovoïde«). Dürfte hierin das Salpen- und Synaszidienhirn eine Ähnlichkeit miteinander aufweisen, so macht sich indessen der Unterschied des Nervensystems in der geringen Nervenzahl bei den Synaszidien bemerkbar. Wie bei den Monaszidien innerviert ein vorderes Nervenpaar die Ingestionsöffnung. Ferner wurden zwei oder drei Paar Seitennerven und ein medianer, hinterer Nerv, der nach der Egestionsöffnung zu verläuft, beobachtet (Maurice, S. 234).

Die Pyrosomen, die als gute Vorbereitung zur Untersuchung des Nervensystems der Salpen mich ziemlich lange Zeit in Anspruch genommen hatten, unterscheiden sich in bezug auf die Gestalt des Gehirns von den Salpen dadurch, daß das Pyrosomenhirn nach vorn stumpf, nach hinten, nach der Egestionsöffnung zu, spitz zugeht.

Im ganzen zählt man höchstens acht Paar Nerven, im Gegensatz zu den Salpen sehr wenig, indessen entsprechend zu der geringen Größe des Pyrosomenkörpers. Von diesen Nerven erstrecken sich vier Paar, die oft an der Basis verschmolzen sind, nach der Ingestionsöffnung, nach den Leuchtorganen und dem Endostyl und nach dem Flimmerband. Zwei Paar Nerven verlaufen über den Kiemensack, und die letzten zwei Paar, von denen ein Paar das Nervencentrum mit ziemlich kräftigen Wurzeln verläßt, ziehen sich dorsal über den Körper nach der Egestionsöffnung hin. Den genaueren Verlauf der Nerven findet man bei Neumann (Bronns Kl. u. Ord. des Tierreichs, S. 47) dargelegt, dem es geglückt ist, Muskelinnervierungen zu entdecken. Er schreibt (S. 55): »Nach meinen Beobachtungen treten die betreffenden Nerven in den meisten Fällen ohne besondere Endapparate an die Muskelfasern heran,

um mit ihnen zu verschmelzen.« Dann fährt er fort: »Die Nervenfasern treten senkrecht zur Längsrichtung des Muskel- und Mantelgefäßes an die Muskelfibrillen mit dreieckig-plattenförmigen Verbreiterungen, und zwar so, daß je eine Nervenfaser sich mit einer Muskelfaser verbindet (Taf. IV, Fig. 11).« Eine derartige Nervenplatte an den Muskeln ist mir bei den Salpen nachzuweisen nicht möglich gewesen.

Die Leuchtorgane der Pyrosomen stellen, ebenso wie bei *Salpa pinnata*, eine Anhäufung von Zellen dar, die anscheinend auch ähnliche Beschaffenheit aufweisen mögen. PANCERI (S. 32) charakterisiert diese Zellen als »kugelige Zellen ohne Kern, aber eiweißhaltig und in Äther löslich«, während SEELIGER (S. 40) in den sphärischen Zellen einen »leicht nachweisbaren Kern« entdeckt hat, den ich bei Salpen nur in jenen Zellen, die mit einem Nerven in Zusammenhang standen, gefunden habe. Eine Innervierung der Leuchtzellen bei Pyrosomen (*P. giganteum*) zu finden, ist mir nicht gelungen.

Doliolum dürfte, was die Gestalt des Nervenknotens betrifft, den Salpen am nächsten stehen. Die Anzahl der Nervenfäden dagegen ist ebenso gering, wie bei den Pyrosomen. Ganz besonders auffallend aber ist die Symmetrie der vom Hirn ausstrahlenden Nerven (NEUMANN, 1906 Taf. XXIV), die ich bei den Salpen nur für *Salpa zonaria* greg. feststellen konnte.

Die Lage des Nervenknotens scheint bei Doliolum keinem solchen Wechsel unterworfen zu sein, wie bei den Salpen (LEUCKART, S. 19, »bei Doliolum rückt dieser Nervenknoten fast bis in die Mitte des Körpers«).

Sinneszellen, wie sie im Mantel bei Doliolum vorkommen, wurden bei den Salpen nicht gefunden.

Zusammenfassung:

1. Die Gestalt des Nervenknotens wechselt bei Salpen zwischen ovaler und kugeliger Form.

2. Die Lage des Nervenknotens bei Salpen wechselt; die Extreme finden sich bei *Salpa amboinensis* sol. mit ihrem dicht an der Ingestionsöffnung liegenden Nervenknoten und bei *Salpa hexagona* sol., wo er in die Mitte des Körpers rückt.

3. Die Größe des Hirns wächst mit der Größe des Tieres; kleinere Nervenknoten zeigt die gregate, größere die solitäre Form.

4. Die Salpen besitzen faserig aufgebaute, kernlose Nerven. Bei *Salpa assymmetrica* greg. sind an der Basis der Nerven Kerne vorhanden.

5. a) Die Anzahl der Nerven ist bei kleinen Individuen (z. B. *Salpa mucronata* mit etwa 20 Nerven) klein, bei großen (z. B. *Salpa pinnata* sol. mit etwa 70 Nerven) groß.

b) Die Anzahl der Nerven ist bei der solitären Form, als der Trägerin der Kette, größer als bei der gregaten.

c) Die Anzahl der Nerven variiert innerhalb derselben Species solitärer oder gregater Form.

d) Die Anzahl der Nerven ist bei Salpen bei weitem größer als bei den andern Tunikaten.

6. Rechte und linke Seite des Hirns ist in bezug auf die Nervenzahl (mit Ausnahme von *Salpa zonaria* greg.) nicht symmetrisch, im Gegensatz zu Doliolum.

7. Die Nervenzahl ist nicht direkt abhängig von der Muskulatur (z. B. *Salpa hexagona* sol., stark muskulös, mit 26 Nerven, und *Salpa Henseni* sol., schwach muskulös, mit 55 Nerven).

8. a) Mit Bestimmtheit ist die Innervierung der Leuchtorgane nachgewiesen.

b) Nerven treten heran an die Ingestions-, Egestions- und Körpermuskulatur (Kontaktinnervierung?), an den Endostyl und das Riechorgan.

9. Anastomosen sind charakteristisch für *Salpa pinnata*, Nervenkreuzungen für *Salpa confoederata* greg. und *S. zonaria* sol. Sonst findet sich bei den Salpen einfacher Verlauf der Nerven mit wenig Verzweigungen.

10. Mit Rücksicht auf die Innervierung der einzelnen Organsysteme lassen sich die Nerven in folgende sechs Gruppen scheiden:

1. Dorsale Gruppe zur Ingestionsöffnung und zum Riechorgan.
2. Dorsale Gruppe zur Egestionsöffnung.
3. Ventrale Gruppe zur Ingestionsöffnung.
4. Ventrale Gruppe zur Egestionsöffnung und zu den Körpermuskeln.
5. Meist durch besondere Stärke ausgezeichnete Nerven zu dem Flimmerband, den Leuchtorganen, dem Bogenmuskel und Endostyl.
6. Laterale Nerven zu den Körpermuskeln, Leuchtorganen und dem Endostyl.

Literaturverzeichnis.

1906. Apstein, Die Salpen der deutschen Südpolarexpedition. In: Deutsche Südpolarexped. 1901—03. IX. Bd. Zoologie. Bd. I. Hft. 3.

1906. — Die Salpen der deutschen Tiefsee-Expedition. In: Wiss. Ergeb. d. deutschen Tiefseeexped. Bd. XII.

1910. Born, Beiträge zur feineren Anatomie der Phyllirhoë bucephala. In: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XCVII. Hft. 1.

1893. Brooks, The Genus Salpa. In: Memoirs from the Biological Laboratory of the John Hopkins University. II.

1804. Cuvier, Mémoire sur les Thalides et sur les Biphores. In: Annales du Muséum d'Histoire naturelle. T. IV.

1887. Dolley, On the Histology of Salpa. In: Proceedings of the Acad. of Philadelphia.

1825. Eschscholtz, Bericht über die zoologische Ausbeute während der Reise von Kronstadt bis St. Peter und Paul. In: Isis von Oken.

1896. Fowler, Contributions to our knowledge of the Plankton of the Faeroe Channel. In: Proc. of the zool. soc. of London.

1886. Herdmann, Report on the Tunicata collected during the Voyage of H. M. S. »Challenger«. Part II. — Ascidiae Compositae. In: Report on the scientific results of the voyage of H. M. S. Challenger during the years 1873—76. Zoology. Vol. XIV.

1888. — Desgl. Zoology. Vol. XXVII.

1851. Huxley, Observations upon the Anatomy and Physiology of Salpa and Pyrosoma. In: Philos. Transact. Vol. XI.

1910. Ihle, Die Thaliaceen (einschließlich Pyrosomen). In: Siboga-Expeditie, Monographie, III. d.

1893. Korschelt und Heider, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Spez. Teil. 3. Jena.

1890. Lahille, Recherches sur les Tuniciers. Toulouse.

1854. Leuckart, Zoologische Untersuchungen. II. Hft.

1907. Lorleberg, Untersuchungen über den feineren Bau des Nervensystems der Aszidien. In: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXXVIII.

1888. Maurice, Étude monographique d'une espèce d'Ascidie composée (Fragaroides aurantiacum). Lille.

1895. Metcalf, Note on Tunicate Morphology. In: Anat. Anz. Bd. XI. Nr. 11.

1900. — Notes on the Morphology of the Tunicata. In: Zool. Jahrb. Bd. XIII. (Abt. f. Anatomie und Ontogenie).

1832. Meyen, Beiträge zur Zoologie, gesammelt auf einer Reise um die Erde. 1. Abt.: Über die Salpen. In: Nova acta acad. C. L. C. nat. cur. Tom. XVI. pars I.

1852. Müller, Über die anatomische Verschiedenheit der zwei Formen (Generationen) bei den Salpen. In: Verh. der physik. med. Gesellsch. in Würzburg. Bd. III.

1906. Neumann, Doliolum. In: Wiss. Ergeb. d. deutschen Tiefsee-Exped. Bd. XII.

1910—11. NEUMANN, Die Pyrosomen. In: Dr. H. G. BRONNS Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Bd. III. — Tunicata. II. Abt.

1872. PANCERI, Gli organi luminosi e la luce dei pirosomi e delle Foladi, Napoli.

1826—34. QUOY et GAIMARD, DUMONT D'URVILLE voyage de l'Astrobabe exécuté par l'ordre du roi. Zoologie. T. III.

1905. REDIKORZEW, Über das Sehorgan der Salpen. In: GEGENBAUR, Morph. Jahrb. Bd. XXXIV.

1816. SAVIGNY, Mémoires sur les animaux sans vertèbres. II. Paris.

1895. SEELIGER, Die Pyrosomen der Planktonexpedition. In: Die Ergeb. d. Planktonexped. d. HUMBOLDT-Stiftung. Bd. II. E. b.

1908. STREIFF, Über die Muskulatur der Salpen und ihre systematische Bedeutung. In: Zool. Jahrb. Bd. XXVII. Hft. 1.

1885. TRAUSTEDT, Bidrag til Kundskab om Salperne. In: K. Danske Vidensk. Selskabs Skrifter. 6. Raekke Naturvid. og Mathem. 2.

1875. USSOW, Zoologisch-embryologische Untersuchungen. Die Manteltiere. In: Arch. f. Naturgesch. 41. Jahrg. Bd. I.

1876. — Beiträge zur Kenntnis der Tunicaten. In: Schriften K. Ges. Liebh. d. Naturw. Bd. XVIII. Moskau. (Russisch.)

1854. VOGT, Recherches sur les animaux inférieurs de la Méditerranée. II. Mém. sur les Tuniciers nageants de la mer de Nice. In: Mém. de l'Institut nat. Génevois. II.

1889—94. VOGT und YUNG, Lehrbuch der praktischen vergleichenden Anatomie. Bd. II.

Erklärung der Abbildungen.

Abkürzungen:

A_1, A_2, dorsale Segelmuskel (nach STREIFF);
Au, Auge;
B, Lippenmuskel (dorsal) }
C, Bogenmuskel } (nach
c, kleiner dorsaler Längsmuskel } STREIFF);
E, Egestionsöffnung;
En, Endostyl;
Fl, Flimmerbogen;
G, Gehörorgan;
H, Hülle des Nervencentrums;
Hz, Herz;
I, Ingestionsöffnung;
K, Kieme;
L, Leuchtorgane;
M, Magen;
n, Nervenfaden;
R, Riechorgan;
Z, Nervencentrum (Centralganglion);
Die Körpermuskeln sind mit Zahlen (1, 2, usw.) benannt.

Sämtliche Nervencentren sind vergrößert mit Kompensations-Ocular 2 und Objektiv C. ZEISS-Mikroskop 19942.

Tafel XXIV.

Fig. 1. *Salpa pinnata* sol., von oben. 1 : 13.
Fig. 2. *Salpa pinnata* sol., Flachpräparat. 1 : 13.

Über den Thorax von Gryllus domesticus.

(Ein Beitrag zur Vergleichung der Anatomie und des Mechanismus des Insektenleibes, insbesondere des Flügels.)

Fünfter Teil.

Die nachembryonale Metamorphose im ersten Stadium.

(Eine Untersuchung über die Morphologie und Kinematik der Insektenorganisation in ihrem biologischen Zusammenhange.)

(Erste Fortsetzung.)

Von

Dr. Friedrich Voss

(Göttingen).

Mit 16 Figuren im Text.

Inhaltsverzeichnis.

(Die Fortsetzung des Inhaltsverzeichnisses vgl. auf S. 579.)

D. Der Mesothorax, II[1].

a. Einzelbeschreibung der Muskeln.

Die Längsmuskulatur. (Vgl. 1905, S. 398.)

Die ventrale Längsmuskulatur.

Ein Musculus mesosterni primus, *IIvlm1*, fehlt auch hier.

79) (1905: 66) Musculus mesosterni secundus, *IIvlm2a+b*, intersegmentaler, medianpaariger ventraler Längsmuskel (Textfig. 29—31 u. Taf. XXIIf, Fig. 18—20, Bd. C).

Nachtrag zur Imago: An seinem hinteren Ende zerfällt er in zwei deutlich gesonderte Teilbündel, deren eines, das schwächere, *IIvlm2b* an den Trochantin *cp*, deren andres, das stärkere, *IIvlm2a* in der 1905, Nr. 66 beschriebenen Weise dicht neben dem *IIIldvm4* ansetzt.

Stadium 1: Der kräftige Muskel entspricht den in der Imago

[1] Vgl. Textfig. 34—36, 37 u. Tafelfig. 2—21, 23, 33, 38, Bd. C; Tafelfig. 41, 42, 47, 48, Bd. CI.

gemachten Beobachtungen; er ist aber kräftiger als in der Imago und gleicht hinsichtlich seiner Stärke dem folgenden *IIvlm3*.

80) (1905: 67) Musculus mesosterni tertius, *IIvlm3*, intersegmentaler medianpaariger ventraler Längsmuskel (vgl. Bd. C, Textfig. 30, 31, Tafel XXII, Fig. 14—17*b*).

Er gleicht dem in der Imago beschriebenen Muskel.

Einzelheiten seien für das erste Stadium noch dahin ergänzt, daß der am hinteren Ende stark abgeplattete Muskel dicht oberhalb des Teilbündels *IIvlm4* ansetzt, noch nicht distal von diesem, also noch nicht so sehr gekreuzt zu diesem, wie es in der Imago der Fall ist.

81) (1905: 68) Musculus mesosterni quartus et quintus, *IIvlm4+5*, intersegmentaler lateraler ventraler Längsmuskel (vgl. Bd. C, Textfig. 30—33, Taf. XXII, Fig. 15—19).

Der sehr kräftige Muskel entspricht den bei der Imago gemachten Beobachtungen, jedoch ist seine Teilung in zwei Teilmuskeln mehr ausgeprägt als dort.

Das mediane, quer-runde schwächere Teilbündel *IIvlm5* entspringt an der Metapophyse proximal dicht neben dem um das Doppelte stärkeren, etwa quer-ovalen lateralen Teilbündel *IIvlm4*. Die Muskeln verlaufen wie in der Imago unterhalb der *IIifm* (117) nach hinten. In der hinteren Hälfte verlaufen sie getrennt, so daß *IIvlm5*, um etwa seinen eignen Durchmesser von *IIvlm4* entfernt, gegenüber dem *IIIbm2* (74) ansetzt.

Er ist nächst den *Ivlm4+5* (122, 123) der kräftigste ventrale Längsmuskel.

Die dorsale Längsmuskulatur.

Die vorderen Ursprungsverhältnisse weichen infolge der vereinfachten Skeletverhältnisse ab.

82) (1905: 69) Musculus mesonoti primus, *IIdlm1*, intersegmentaler medianpaariger dorsaler Längsmuskel (vgl. Bd. C, Textfig. 34ff, Taf. XIX, Fig. 3—5).

Der allgemeine Befund entspricht den in der Imago gefundenen Tatsachen. Im Einzelnen liegen Abweichungen vor nach Maßgabe der vereinfachten Bedingungen im Skelet: Dementsprechend beginnt er als schwächster der dorsalen Längsmuskeln im vorderen Drittel des Mesonotum, ebensoweit entfernt vom Vorderrand wie der *IIdvm2* (91).

83) (1905:70) Musculus mesonoti secundus, *IIdlm2*, intersegmentaler medianpaariger dorsaler Längsmuskel (vgl. Bd. C, Textfig. 34ff, Taf. XIX, Fig. 4—7).

Er entspricht dem Befunde in der Imago.

Jedoch entspringt der sehr kräftige Muskel zum Teil am äußersten Vorderrande des Tergits auf gleicher Querschnittslage — also ebenso weit vorn — wie der *IIdvm1* (87), dicht neben ihm, zum Teil aber gegenüber dem *Idlm1a* (127) auf der Intersegmentalfalte, welche in die bereits vorhandene Präsegmentallamelle *tv* einbezogen ist. Die Bildung einer Präsegmentallamelle ist an dieser Stelle im wesentlichen bereits eingeleitet, nur noch nicht so scharf durchgeführt wie in der Imago, sodaß die völlige Klarstellung dieser Dinge an Schnittbildern sehr erschwert wird. Am Hinterende setzt er in der einfachen Intersegmentalhaut gegenüber *IIIdlm2* an.

Er verläuft ein wenig schräg auswärts nach hinten, entfernt vom Tergit, dabei tiefer im Innern des Thorax medialwärts unter dem vorigen *IIdlm1* und dem folgenden *IIdlm3*.

84) (1905: 71) Musculus mesonoti tertius, *IIdlm3*, intersegmentaler lateraler dorsaler Längsmuskel (vgl. Bd. C, Textfig. 34ff, Taf. XIXf, Fig. 4—8).

Der allgemeine Befund dieses kräftigen Muskels entspricht den in der Imago vorliegenden Tatsachen, jedoch sind einzelne Abweichungen vorhanden.

Es sind zwei völlig gesondert verlaufende Teilbündel vorhanden:

Für *IIdlm3b*, die breite Hauptmasse des Muskels, treffen die 1905, S. 399, gemachten Angaben zu. Dieser Teilmuskel entspringt in ziemlich langer Ansatzlinie mit Beginn der hinteren Hälfte der gleichförmig ausgebildeten tergalen Platte dicht hinter dem *IIdvm2* (91), etwas medialseitig, aber nirgends auf gleicher Querlinienlage mit ihm. Er verläuft gleichfalls schräg auswärts nach hinten.

Das zweite schwache und platte Teilbündel *IIdlm3a* vermittelt zwischen dem *IIdlm1* (82) und der Hauptmasse des Muskels derart, daß es nicht ganz ebensoweit vorn wie letztere — aber medial entfernt von ihr — dicht neben *IIdlm1* entspringt. Es verläuft also zwischen dem Tergit und dem *IIdlm2* (83), diesem dicht angelagert, sehr schräg lateralwärts nach hinten. Die kurze Ursprungsstelle ist in der Richtung von vorn nach hinten verlängert.

85) (1905: 72) Musculus mesonoti quartus, *IIdlm4*, intersegmentaler lateraler dorsaler Längsmuskel (vgl. Bd. C, Textfig. 35f, Taf. XIX, Fig. 6—9).

Dieser ziemlich kräftige Muskel entspricht völlig dem Befunde in der Imago, abgesehen davon, daß er an der gleichförmig platten tergalen Fläche — und zwar dicht hinter *IIpm9* (103) entspringt,

wobei er fast ebensoweit nach vorn reicht wie *IIdlm3*. Er setzt lateral vom vorigen *IIdlm3* an.

Die Dorsoventralmuskulatur.

(Mittlere, mediale, innere, echte Dorsoventralmuskeln, vgl. 1905, S. 400.)

86) (1905: 73) Musculus dorsoventralis intersegmentalis mesothoracis, *IIism*, intersegmentaler Dorsoventralmuskel (vgl. Bd. C, Textfig. 33ff, Taf. XX, Fig. 10—14; Fig. 23).

Er gleicht dem in der Imago beschriebenen Muskel, ist aber in der Imago schwächer ausgebildet als im Stadium 1. Er tritt ziemlich ebenso kräftig auf wie der prothoracale und metathoracale *ism* im ersten Stadium.

Die Ursprungsstellen aller folgenden Muskeln sind gegenüber dem Befunde an der Imago nach Maßgabe der Ausbildung des Tergits als gleichförmige Chitinplatte verändert.

Gruppe des vorderen Dorsoventralmuskels.

87) (1905: 74) Musculus dorsoventralis primus mesothoracis, *IIdvm1*, segmentaler vorderer Dorsoventralmuskel (vgl. Bd. C, Textfig. 37, Taf. XIXff, Fig. 6—17*b*).

Er entspricht dem für den imaginalen Muskel beschriebenen Verhalten, ist jedoch bedeutend schwächer entwickelt als dort, indem er in der oberen Strecke den *IIdvm6* (89) nur um etwas mehr als das Doppelte übertrifft (vgl. auch Nr. 96).

88) (1905: 76) Musculus dorsoventralis quintus mesothoracis, *IIdvm5a+b*, segmentaler vorderer Dorsoventralmuskel (vgl. Bd. C, Textfig. 33ff, Taf. XIXff, Fig. 5—21, 23).

Der allgemeine Befund entspricht den im Imaginalstadium beobachteten Tatsachen.

Der Muskel zerfällt jedoch in zwei entfernt voneinander entspringende und sich lange gesondert haltende Teilmuskeln: Der kräftige quer-rundliche laterale Teilmuskel *IIdvm5a* ist in der tergalen Strecke so stark oder etwas stärker als der *IIdvm1* und zeigt an seiner Ursprungsstelle die Neigung, selbst wieder in drei Teilfasern zu zerfallen; der mediale quer-runde Teilmuskel *IIdvm5b* ist um seinen eignen Durchmesser von dem lateralen *5a* entfernt und ist fast um die Hälfte kleiner als *IIdvm5a*, steht also auch dem *IIdvm1* an Größe nach (vgl. auch Nr. 96).

Beide Teilmuskeln zusammen genommen stehen in der tergalen Strecke an Stärke hinter dem *IIdvm2—4* (91—93) und dem *IIIdvm4* (97)

zurück. Sie entspringen schräg nebeneinander derart, daß der mediale Teilmuskel hinter und neben dem *IIdvm1* sich befindet.

Im Imaginalstadium erfahren die Muskeln eine verhältnismäßig geringe Zunahme an Stärke.

89) (1905: 77) Musculus dorsoventralis sextus mesothoracis, *IIdvm6*, segmentaler **vorderer** Dorsoventralmuskel (vgl. Bd. C, Textfig. 37, Taf. XIXff., Fig. 6—17*b*).

Er gleicht dem in der Imago beschriebenen Muskel und entspringt als vorderster Dorsoventralmuskel dicht am tergalen Vorderrande, dicht vor dem vorigen *IIdvm5b*, diesem sehr wenig näher als dem *IIdvm1*.

90) (1905: 78) Musculus dorsoventralis septimus mesothoracis, *IIdvm7*, segmentaler vorderer Dorsoventralmuskel.

Er ist nicht vorhanden.

Gruppe des hinteren Dorsoventralmuskels.

Der folgende Muskel zerfällt in drei deutlich gesonderte Teile, die sich wie die zwei bis vier Dorsoventralmuskeln im Metathorax verhalten; sie werden daher getrennt aufgeführt.

91) (1905: 75) Musculus dorsoventralis secundus mesothoracis, *IIdvm2*, segmentaler **hinterer** Dorsoventralmuskel (vgl. Bd. C, Textfig. 32ff., Taf. XIXff., Fig. 5—18, 23).

Dieser laterale Teilmuskel der hinteren Dorsoventralmuskelgruppe entspricht dem 1905 beschriebenen Teilbündel.

Er entspringt dicht vor dem dritten Längsmuskel *dlm3β* in der vorderen Häfte des gleichförmig platten Tergits als hinterster aller Dorsoventralmuskeln. Indem er sich stark verschmälert setzt er spitz am Hinterwinkel der Hüfte in einer Chitinsehne an. In der tergalen Endstrecke verglichen ist er etwa so groß wie das laterale Teilbündel *IIdvm5a* (88) und etwas größer als *IIdvm1* (87). Eine relative Größenzunahme in der Imago findet nicht statt. Wie in der Imago ist er kräftiger ausgebildet als der metathoracale *IIIdvm2* (56). Obwohl er in der unteren Strecke mit dem Folgenden zu einheitlicher Masse zusammentritt, hält er sich, wenn auch nicht so sehr wie der metathoracale, durchaus gesondert.

92) (1905: 75) Musculus dorsoventralis tertius mesothoracis, *IIdvm3*, segmentaler Dorsoventralmuskel (vgl. Taf. XIXf., Bd. C, Fig. 5—18).

Er entspricht dem für die Imago beschriebenen allgemeinen Verhalten. Als Teilmuskel der hinteren Gruppe entspringt er mit ovalem

Querschnitte medial, etwas entfernt vor dem vorigen; etwa in der Mitte seines Verlaufs vereinigt er sich früher oder später mit ihm und dem folgenden. Er ist etwa so kräftig wie der Teilmuskel *IIdvm5b* (88) und etwas schwächer als *IIdvm1* (87).

93) (1905: 75) Musculus dorsoventralis quartus mesothoracis, *IIdvm4*, segmentaler hinterer Dorsoventralmuskel (vgl. Bd. C, Taf. XIXf, Fig. 5—18).

Dieser wenig kräftige, quer-runde, dem *IIdvm6* (89) an Stärke gleichende Muskel entspringt etwas entfernt gesondert — manchmal entfernter als sein eigner Durchmesser beträgt — vom vorigen, medial vor ihm und entfernt hinter dem *IIdvm1* (87); er vereinigt sich in der unteren Strecke seines Verlaufs völlig mit dem vorigen.

Die beiden letzteren Muskeln *IIdvm3* und *IIdvm4* gehören enger zusammen und treten als auf den Flügel bezügliche Teilmuskeln dem Beinmuskel *IIdvm2* an die Seite. Sie gleichen durchaus der vereinigten Muskelmasse des metathoracalen *IIIdvm3+4* (57, 58) und erfahren auch dementsprechend in der Imago eine Verstärkung der Fasermasse. Während sie in der Imago massig entwickelt sind, halten sich im Stadium 1 die einzelnen Muskeln lange völlig gesondert.

Die Seitenmuskulatur, Pleuralmuskulatur.
(Vgl. 1905, S. 402ff.)

Alle diese Muskeln beginnen tergal mehr oder weniger hoch unterhalb der Falte des undifferenzierten thoracalen Seitenbezirks.

Dorsoventrale Seitenmuskeln.

Gruppe des vorderen lateralen Dorsoventralmuskels.

94) (1905: 79) Musculus dorsoventralis lateralis primus mesothoracis, *IIldvm1*, segmentaler episternaler dorsoventraler Seitenmuskel = *IIpm1*, segmentaler episternaler »sternalpleuraler« Seitenmuskel in der Imago (1905) (vgl. Bd. C, Textfig. 37, Taf. XXff., Fig. 8—17*b*).

95) (1905: 80) Musculus dorsoventralis lateralis primus a mesothoracis, *IIldvm1a*, segmentaler episternaler dorsoventraler Seitenmuskel = *IIpm2*, segmentaler episternaler »sternalpleuraler« Seitenmuskel in der Imago (vgl. Fig. bei Nr. 94).

Beide Muskeln entsprechen im allgemeinen dem Befunde in der Imago, aber sie sind bei rundlichem oberen Querschnitt völlig einheitlich; im ventralen Ansatzgebiet treten sie allerdings als zwei schmale Lagen von Fibrillenbündeln auf.

Sie sind etwa so kräftig, wie der *IIdvm6* (89) und demnach (vgl. 1905, Textfig. 13, S. 466 — *IIpm1, 2* — mit Textfig. 11, S. 464 — *IIdvm6+7* —) in der Imago viel kräftiger ausgebildet als im ersten Stadium; sie übertreffen z. B. in der Imago den *IIldvm3* an Stärke, während sie ihm im Stadium 1 erheblich nachstehen.

96) (1905: 81) Musculus dorsoventralis lateralis tertius mesothoracis, *IIldvm3*, segmentaler episternaler dorsoventraler Seitenmuskel = *IIpm3*, segmentaler episternaler »sternalpleuraler« Seitenmuskel in der Imago (vgl. Bd. C, Textfig. 33ff.; Fig. 7—21, 23).

Er entspricht den bei der Imago gemachten Beobachtungen.

Der dem *IIldvm4* (97) sehr nahe stehende Muskel entspringt dicht unterhalb der tergalen Seitenfalte auf gleicher Höhe mit dem vorigen (95), dicht über und vor dem *IIldvm4*, zum Teil anscheinend an der Pleuralleiste.

Er steht im Stadium 1 dem *IIldvm4* oder dem *IIdvm5a+b* an Stärke nach; er kommt den *IIdvm1* und *6* zusammengenommen etwa gleich, während er in der Imago (vgl. 1905, Textfig. 11—13, S. 464, 466) diesen erheblich nachsteht; in beiden Stadien aber ist er ungefähr so kräftig wie der *IIdvm2* (83). Es ist somit in der Imago keine Größenzunahme bemerkbar, gegenüber dem *dvm5*, der ein wenig — und gegenüber dem *dvm1*, der sehr erheblich zunimmt (vgl. auch 95).

97) (1905: 82) Musculus dorsoventralis lateralis quartus mesothoracis, *IIldvm4a+b*, segmentaler episternaler **vorderer** dorsoventraler Seitenmuskel = *IIpm4*, segmentaler episternaler »sternalpleuraler« Seitenmuskel in der Imago (vgl. Bd. C, Fig. 9—16).

Er entspricht völlig den für den imaginalen Seitenmuskel dargestellten Tatsachen und gleicht durchaus dem metathoracalen *ldvm4* (62, vgl. dort). Demnach nimmt der sehr kräftige Muskel in seinem Ursprungsgebiet die ganze Breite des Episternum ein und zerfällt dabei im Unterschied von der Imago in zwei Teilmassen, deren hintere kräftigere *ldvm4b* hoch unterhalb des vorigen Muskels *ldvm3* beginnt, deren vordere platte *ldvm4a* tiefer und dicht lateral neben *ldvm1+1a* entspringt und sich später in der unteren Strecke mit der hinteren Teilmasse vereinigt.

98) (1905: 91) Musculus dorsoventralis lateralis quartusdecimus mesothoracis, *IIldvm14*, segmentaler episternaler dorsoventraler Seitenmuskel = *IIpm14*, segmentaler episternaler »sternalpleuraler« Seitenmuskel in der Imago.

Der Muskel fehlt.

Der hintere laterale Dorsoventralmuskel.

99) (1905: 84) Musculus dorsoventralis lateralis secundus mesothoracis, *IIldvm2*, segmentaler epimeraler **hinterer** dorsoventraler Seitenmuskel = *IIpm6*, segmentaler epimeraler »sternalpleuraler« Seitenmuskel in der Imago (Bd. C, Textfig. 32ff.; Tafelfig. 10—17*b*, 23).

In seinem Verhalten entspricht er durchaus dem imaginalen Muskel, ist aber schwächer als in der Imago.

Nächst *IIdvm6* im Stadium 1 der schwächste aller mesothoracalen Dorsoventralmuskeln kommt er dem *IIldvm1* + *1a* (94, 95) und dem *IIdvm2* (91) an Stärke etwa gleich; er ist weniger kräftig als *IIdvm1* (87) und *IIism* (86). In der Imago hingegen übertrifft er den *dvm2* und den *ldvm3*, da beide sich nicht merklich vergrößern, kommt aber dem *ldvm1* + *1a*, der sich gleichfalls als Flügelmuskel vergrößert, etwa gleich. Er ist auch im Stadium 1 schwächer ausgebildet als der metathoracale *IIIldvm2* (63).

Unterbrochene, sternalpleurale und tergalpleurale Seitenmuskeln.

Sternalpleuraler Muskel.

100) (1905: 83) Musculus lateralis quintus mesothoracis, *IIpm5a—e*, segmentaler episternaler sternalpleuraler Seitenmuskel (vgl. Taf. XXIf., Fig. 13—17*b*).

Er gleicht dem in der Imago beschriebenen Muskel mit seinen Teilmuskeln. Jedoch ist die Trennung des Teilmuskels *5b* und *c*, ganz entsprechend der des *ldvm1* + *1a*, nicht durchgeführt. Hinsichtlich seiner tiefer gelegenen Ursprungsstelle am Episternum ist sein Gegensatz zum *IIldvm4a* (97) noch mehr augenfällig als zwischen den betreffenden Muskeln im Metathorax (S. 727).

Tergalpleurale Muskeln.

101) (1905: 85) Musculus lateralis septimus mesothoracis, *IIpm7*, segmentaler epimeraler echter tergalpleuraler Seitenmuskel; in der Imago 1905 als »intrapleural« bezeichnet.

Der Muskel fehlt im Stadium 1 vollständig.

102) Musculus lateralis octavus mesothoracis, *IIpm8a* + *x*, segmentaler episternaler echter tergalpleuraler Seitenmuskel (vgl. Bd. C, Textfig. 37, Taf. XIXf., Fig. 6—9).

Er wurde für die Imago nicht beschrieben.

Dieser sehr schwache Muskel zerfällt in zwei Teile, die sich un-

gleich verhalten: der vordere Teilmuskel *IIpm8a* entspricht völlig dem metathoracalen *IIIpm8* (66), gleich dem er aus zwei, tergal besonders deutlich nachweisbaren Fibrillenbündeln besteht; jedoch entspringt er am Vorderrande des Episternum auf der Ursprungshöhe des *Idvm4a* (97). Er verläuft sodann an die Mitte der Präsegmentallamelle, wo er distal entfernt von *IIpm10* (104), nahe bei *Idlm3* (128, 129) ansetzt.

Der hintere, etwa ebenso kräftige Teilmuskel *IIpm8x* vermittelt gleichsam zwischen dem vorderen *IIpm8a* und dem zehnten Seitenmuskel *IIpm10* (104). Er entspringt weiter tergalwärts und hinter dem vorderen Teilmuskel am episternalen Vorderrande und setzt dicht medial vom *pm10* an der Basis der Präsegmentallamelle an. Er ist im Metathorax trotz wiederholter Untersuchungen nicht nachweisbar gewesen.

103) (1905: 86) Musculus lateralis nonus mesothoracis, *IIpm9*, segmentaler »epimeraler« (1905: »tergalpleuraler«) intratergaler Seitenmuskel (vgl. Bd. C, Taf. XIXf., Fig. 7—10).

Der Muskel entspricht völlig dem imaginalen und gleicht dem im Metathorax für das Stadium 1 beschriebenen, vgl. Nr. 67.

Er gleicht in der Querschnittsstärke dem *IIdvm2* (91), neben dem er lateral ziemlich entfernt und ein wenig mehr nach hinten mit ovalem Ansatzgebiet dicht vor Beginn des *IIdlm4* (85) ansetzt. Auch ist er erheblich stärker als *IIdvm6* (89).

104) (1905: 87) Musculus lateralis decimus mesothoracis, *IIpm10*, segmentaler episternaler (1905: »tergalpleuraler«) intratergaler Seitenmuskel (vgl. Bd. C, Textfig. 37, Taf. XIX, Fig. 6 u. 7).

Der Muskel gleicht dem in der Imago beschriebenen, ist jedoch stärker ausgebildet als dort. Er gleicht dem im Metathorax für das Stadium 1 beschriebenen, dessen Beschreibung für ihn gilt; er scheint jedoch etwas schwächer zu sein. Er setzt etwas entfernt vor und ein wenig medialwärts vom *IIdvm6* (89) an.

105) (1905: 88) Musculus lateralis undecimus mesothoracis, *IIpm11*, segmentaler epimeral-episternaler (1905: »tergalpleuraler«) intratergaler Seitenmuskel (Fig. vgl. bei den vorigen).

Der Muskel entspricht dem imaginalen und gleicht dem im Metathorax (69) beschriebenen.

Seine untere Ursprungsstelle liegt hier gleichfalls am oberen Ende der Pleuralleiste, aber hinter ihr, epimeral, so daß demgegenüber in der Imago gleichfalls, wie im Metathorax, Verschiebungen eintreten. Die Fasern entspringen auf der unteren Seite der Flügelduplikatur,

lateral neben deren Umbiegungsstelle in die thoracale Seitenwand. (vgl. Fig. 37). Der Muskel sichert also die Stetigkeit der Flügelfalte, indem er deren obere und untere Lamelle basal gegeneinander verfestigt. Tergal setzt er gerade vor *IIdvm5a* (88), aber entfernt vor ihm an (vgl. ferner Nr. 69, Bd. C, S. 730).

Im Stadium 1 ist er kräftiger ausgebildet als in der Imago.

106, 107) (1905: 89, 90) Musculus lateralis duodecimus mesothoracis, *IIpm12*, und M. lateralis tertius-decimus mesothoracis, *IIpm13*, segmentale epimerale (1905: »tergalpleurale«) intratergale Seitenmuskeln sind zu einheitlicher Masse vereinigt (vgl. Bd. C, Taf XX, Fig. 8).

In ihrem Verhalten entspricht diese Muskelmasse den in der Imago unterschiedenen Muskeln; sie gleicht der metathoracalen im Stadium 1, vgl. Nr. 70.

Tergal setzt der Muskel lateral dicht neben der vorderen Hälfte der *IIpm9* (103) an und reicht ein wenig weiter nach vorn als dieser.

Stigmenmuskulatur.

108) (1905: 92) Musculus lateralis stigmaticus mesothoracis, *IIstm1a + 1b*, segmentaler intrapleuraler Seitenmuskel, doppelter Stigmenmuskel (vgl. Bd. C, Textf. 32, Taf. XXII, Fig. 15).

Die schwachen Muskeln entsprechen den für die imaginalen gemachten Angaben.

Sie entspringen wie angegeben: der vordere lange, sehr zarte Teilmuskel *1a* besteht aus einem Fibrillenbündel, der hintere kurze und ziemlich dicke Teilmuskel *1b* aus zwei Fasern.

Nachtrag zu der Imago: in den Textf. 2 und 3, 1905, S. 403 und 405, muß der vordere Teilmuskel speziell mit *1a* bezeichnet werden, während im Schema II zu S. 456 die Stellungen der längeren Faser *1a* und der kürzeren Faser *1b* vertauscht werden müssen.

Die sternale Muskulatur (vgl. 1905, S. 409).

109) (1905: 93) Musculus sternalis pedalis primus mesothoracis, *IIbm1*, segmentaler sternaler Beinmuskel (vgl. Bd. C, Textfig. 34ff., Taf. XXIIf., Fig. 18—21).

Der sehr kräftige Muskel gleicht dem in der Imago beschriebenen Komplex, jedoch sind die Ursprungsstellen der beiderseitigen Anteile nicht so sehr genähert wie in der Imago; sie sind demnach etwas kürzer.

110) (1905: 94) Musculus sternalis pedalis secundus mesothoracis, *IIbm2*, segmentaler sternaler Beinmuskel (vgl. Bd. C, Textfig. 33ff., Taf. XXIf., Fig. 14—17*b*, 23).

Er ist nicht vorhanden, wenigstens ist er als selbständiger Muskel im ersten Stadium nicht ausgebildet und wahrscheinlich in dem fünften Beinmuskel *IIbm5* (113) als Teilfaser enthalten (siehe dort).

111) (1905: 95) Musculus sternalis pedalis tertius mesothoracis, *IIbm3*, segmentaler sternaler Beinmuskel (vgl. Bd. C, Textfig. 33, 34, Taf. XXII, Fig. 15—21).

Der Muskel gleicht dem in der Imago beschriebenen.

112) (1905: 96) Musculus sternalis pedalis quartus mesothoracis, *IIbm4*, segmentaler sternaler Beinmuskel, Trochantermuskel (vgl. Bd. C, Textfig. 33ff., Taf. XXIIf., Fig. 15—21).

Er gleicht dem imaginalen Muskel. Er ist etwa so kräftig wie der vorige, eher etwas schwächer und nimmt also in der Imago an Stärke zu.

113) (1905: 97) Musculus sternalis pedalis quintus mesothoracis, *IIbm5*, segmentaler sternaler Beinmuskel (vgl. Bd. C, Textfig. 33ff., Taf. XXIIf., Fig. 14—17*b*, 23).

Er gleicht dem in der Imago beschriebenen Muskel.

Er ist neben dem folgenden *IIbm6* der schwächste der mesothoracalen Beinmuskeln im Stadium 1.

Die sehr eingehende Untersuchung zur Nachforschung des Verbleibes des *IIbm2* zeigte, daß der Muskel ein nicht gesondertes hinteres Teilbündel enthält, dessen schräg gerichtete Fasern mehr proximal der Basis der Gabelapophyse entspringen; diese Merkmale entsprechen dem imaginalen *IIbm2*. Es ist daher wahrscheinlich, daß der zweite Beinmuskel *bm2* (110) erst nachembryonal aus dem *IIbm5* zur Sonderung gelangt. Auch in der Imago sind diese beiden Muskeln durch ihre Stellung nahe verwandt. Die demnach nachembryonal auftretende Zweiteilung beruht auf der mit dem Prinzip der gekreuzten Teilkräfte verbundenen kinematischen Bedeutung des Muskels.

114) (1905: 98) Musculus sternalis pedalis sextus mesothoracis, *IIbm6*, segmentaler sternaler Beinmuskel (vgl. Bd. C, Textfig. 33ff., Taf. XXIIf., Fig. 15—21, 23).

Der Muskel gleicht dem imaginalen und ist wie dort gleichfalls schwächer als der *IIbm3* (111). Als gesonderter Muskel verläuft er mit konvergierenden Fasern gemeinschaftlich mit dem gleich breit bleibenden *IIbm3* medial von ihm an den inneren Hüftrand.

115) (1905: 99) Musculus sternalis pedalis septimus mesothoracis, *IIbm7*, segmentaler sternaler Beinmuskel (vgl. Bd. C, Textfig. 32ff., Taf. XXIIff., Fig. 17—20, 23).

Der Muskel entspricht den für den imaginalen Muskel bekannten Tatsachen.

Er ist in der Imago aber erheblich schwächer entwickelt als im Stadium 1, wo er — mit Andeutung einer gewissen Zweiteiligkeit — den *IIvlm4+5* z. B. beträchtlich an Stärke übertrifft und hierin höchstens von dem Komplex des *Ivlm4+5* (122, 123) und dem *Ivlm8* (126) übertroffen wird.

Es kann vorläufig nicht entschieden werden, ob diese kräftige Ausbildung nur für den Übergangszustand des ersten Stadiums charakteristisch ist, d. h. ob sie das Schlüpfen des Embryo aus dem Ei unterstützt, oder ob sie allen weiteren nachembryonalen Larvenstadien zukommt und dadurch ihre besondere Mitwirkung bei den Häutungsvorgängen anzeigt, vgl. S. 641ff.

116) (1905: 100) Musculus sternalis furcae lateralis mesothoracis, *IIzm*, segmentaler Sternalmuskel, Gabelseitenmuskel.

Er gleicht dem imaginalen Muskel.

116a) Musculus sternalis mesosterni octavus, *IIsrm8*, segmentaler Sternalmuskel, von zweifelhafter Funktion (vgl. Bd. C, Taf. XXIIf., Fig. 19—21).

Dieser sehr dünne Strang von muskelartigem Ansehen entspringt am Hinterrande des Sternits in dessen lateralem Seitenteile und in weitem Abstande von der Medianlinie, etwa in der Mitte zwischen dem sternalen Seitenrande und der Ursprungsstelle des *bm1* (109). Er verläuft der seitlichen Unterfläche des Mesothoracalganglions entlang im Bogen nach vorn, indem er, zunächst in gleicher Richtung wie *IIbm1* und dicht unterhalb desselben, dicht über der sternalen Innenfläche lateralwärts nach vorn zieht und etwa im mittleren sternalen Seitenteile, neben der Mitte des Seitenrandes des Ganglion *IIggl*, in einer kleinen, gut begrenzten Gruppe von Zellen endet, welche ohne Zweifel ein kleines Ganglion vorstellen. Das Ganglion liegt ziemlich weit vorn, vor der Ansatzstelle des *bm1* am Hüftrande. Hier trifft der beschriebene Hauptstrang mit drei weiteren schwachen Strängen von histologisch ähnlichem Verhalten zusammen, deren kräftigster als die Fortsetzung des Hauptstranges erscheint.

Der eine derselben ist sehr dünn und kommt lateralwärts von hinten nach kurzem Verlauf von der hinteren Hälfte des äußeren sternalen Seitenrandes, von einer Stelle, welcher das Hüftglied dicht anliegt. Es ist dies die gleiche Stelle, welche im Metasternum der *IIIsrm8* (78a, S. 736) eng berührt.

Der zweite entspricht als Fortsetzung des Hauptastes der für den Metathorax beschriebenen vorderen Strecke und endet wie diese am

sternalen Vorrande. Er begleitet unterwärts den schrägen vorderen Seitenteil des großen Bauchganglion, demselben dicht angelagert; er verläuft dabei stark medianwärts gerichtet nach vorn und biegt schließlich — immerhin noch entfernt von der Medianlinie — in winklig stumpfem Bogen geradeaus nach vorn ab.

Der gesamte Hauptstrang ist sehr dünn und besteht aus wenigen Fibrillen; die sehr lang gestreckten Kerne liegen in Gruppen dicht beieinander und sind in größeren Abständen verteilt, als im metathoracalen *srm8*.

Der dritte, sehr dünne und schwache Strang entspringt aus dem kleinen Ganglion lateral neben der Fortsetzung des Hauptstranges. Nach etwas geschwungenem zweibogigem Verlauf in der Richtung gerade nach vorn endet er in dem dem lateralen sternalen Vorderrande angeschlossenen Coxosternum, *IIcst*, in dessen Vorderrande an einer Stelle, welcher das prothoracale Hüftglied *Icx* anliegt. Hier verläuft der Strang dicht unterhalb der distalen Strecke des ventralen Längsmuskels *Ivlm8* (126).

Eine große Trachee begleitet die proximal-basale Strecke des Hauptstranges oberwärts, und eine wenig engere Trachee die vordere Strecke desselben, in einem ihr völlig analogen Verlauf unterwärts.

Über die Deutung dieses gleichfalls mit Vorbehalt als Muskel aufgeführten, anscheinend chordotonalen Organes vgl. bei dem prothoracalen *Isrm8* (156, Bd. CI, S. 498).

117) (1905: 101) Musculus sternalis adductor lateralis mesothoracis, *IIifm*, segmentaler Sternalmuskel, Intersegmentalfaltenmuskel, nicht Gabelseitenmuskel, wie 1905, S. 411, infolge eines Versehens angegeben ist (vgl. Bd. C, Textfig. 31 f., Taf. XXI f., Fig. 14—17).

Er gleicht dem imaginalen Muskel; er ist etwa so kräftig wie der *IIIvlm4+5* (47), schwächer z. B. als der *IIvlm2a+b* (79) oder der *IIvlm3* (80).

118) Musculus tergo-intestinalis mesothoracis, *IItim*, mesothoracaler Befestigungsmuskel des Darmes (vgl. Bd. C, Taf. XIX, Fig. 6).

Der Muskel wurde in der Imago nicht beschrieben.

Dieser sehr schwache — wie der »*Iim*« (157) anscheinend aus einem Fibrillenbündel bestehende — Muskel entspringt vor dem Ansatz des *IIpm8* (102) zwischen diesem und dem *Iism* im distalen Teile der präsegmentalen Lamelle. In der im Präparat vorliegenden Darmlage, die anscheinend einer Ruhelage des — also durch den »*im*« nicht nach vorn gezogenen — Darmes entspricht, verläuft er ein wenig schräg

nach hinten steil auf den Vorderdarm (Oesophagus) zu und setzt, indem er durch den aufgelagerten Fettkörper hindurch tritt, an dessen dorsal-seitlicher Wand an.

Seine Bedeutung ist augenscheinlich eine doppelte: Einmal hält er den Darm in seiner Lage; dabei läßt sich vermuten, daß er durch sein Vorhandensein an sich schon bei dem mit so energischen und durchgreifenden Bewegungserscheinungen verbundenen Häutungsvorgang — der ja auch den Vorderdarm selbst betrifft — zur Sicherung der gefährdeten Darmlage beiträgt.

Sodann kann er je nach der Darmlage bei seiner Kontraktion in zweifachem Sinne wirksam gedacht werden: Einmal, indem er den nach hinten getretenen Vorderdarm, dem »*im*« gleichsinnig, nach vorn zieht; sodann kann er indirekt als Antagonist des prothoracalen längslaufenden *Iim* (157) aufgefaßt werden. Denn in dem Falle, in welchem der vordere Magendarm (Chylusmagen, Mitteldarm) aus irgendeinem Grunde, z. B. bei der Häutung nach vorn gezogen und der Endpunkt der gedehnten Muskeln »*IItim*« nach vorn verlagert ist, vermag er von einem gewissen Momente an in einem zu »*im*« entgegengesetzten Sinne als Rückziehmuskel zu funktionieren. Jedenfalls stehen beide Muskeln nicht in unmittelbarer Beziehung.

Es wäre zwar auch denkbar, daß dieser antagonistische Mechanismus bei den regelmäßigen Vorgängen der Nahrungsaufnahme wirksam wird, doch scheint die Annahme wahrscheinlicher, daß ihm nur bei den mit großen Dehnungsvorgängen verbundenen Häutungen eine Rolle zufalle.

b. Topographisch-quantitative statistische Übersicht über die im Mesothorax für das erste Stadium beschriebenen Abweichungen gegenüber der Imago.

(Vgl. 1905, S. 412, Abs. 3 und Metathorax S. 737.)

Der Mesothorax enthält demnach im ersten Stadium 35 regelmäßig auftretende, gesonderte, zum Teil doppel- und mehrwertige Muskeln gegenüber 36 Muskeln, welche 1905 in der Imago beobachtet wurden, und 41, welche jetzt gezählt werden müssen, das sind 6 weniger als in der Imago. Der Unterschied beruht auf folgendem:

1) Sechs Muskeln, welche in der Imago vorhanden sind, fehlen oder treten von ihrem Stamm-Muskel nicht getrennt auf: Es fehlen: *dvm7* (90), *ldvm14* (98), *pm7* (101), *bm2* (110).

Es treten vereinigt auf: *ldvm1a* mit *ldvm1* (94, 95) und *pm13* mit *pm12* (106, 107).

2) Dafür kommen im ersten Stadium hinzu die fünf folgenden Muskeln: Die in der Imago mit ihrem Stammmuskel vereinigten, hier getrennt auftretenden *dvm3* (92) und *dvm4* (93); ferner die neu aufgefundenen, wohl auch für die Imago in Anspruch zu nehmenden *pm8* (102), *srm8* (116a) und *tim* (118).

Daß die Unterscheidung selbständig geführter Teilmuskeln in gewissem Sinne willkürlich ist, sei zur Beurteilung der Zahlenunterschiede hier nochmals betont (vgl. S. 619); so z. B. könnte der in der Imago einheitlich geführte Muskel *dvm2* jetzt ebensogut doppelt, als *dvm2* und *dvm3+4*, geführt werden, ebenso der einheitlich geführte *pm8a+x* usw.

Die Gesamtübersicht zeigt die folgenden Muskeln im Mesothorax des ersten Stadiums: 3 ventrale Längsmuskeln, 4 dorsale Längsmuskeln, 1 intersegmentaler Dorsoventralmuskel, 6 mediale Dorsoventralmuskeln (gegenüber 5 in der Imago), 4 laterale Dorsoventralmuskeln (gegenüber 6 in der Imago), 1 sternalpleuraler Muskel, 1 echter tergalpleuraler Muskel (gegenüber 1 in der Imago), 4 intratergale Muskeln (gegenüber 5 in der Imago), 1 Stigmendoppelmuskel, 8 sternale Muskeln (gegenüber 9 in der Imago), 1 zweifelhafter sternaler Muskel (*srm8*, 116a), 1 Befestigungsmuskel des Darmes.

a. Wesentliche Unterschiede hinsichtlich des Auftretens und der Ausbildung der Muskeln im Stadium 1 gegenüber dem jetzt sichergestellten Befunde in der Imago sind folgende:

Ein allgemein primitives Verhalten zeigen im ersten Stadium die dorsoventralen Längsmuskeln *dlm1—4* (82—85), der ventrale Längsmuskel *vlm3* (80) mit geringerer Kreuzung zu den übrigen, die dorsoventralen Seitenmuskeln *ldvm4a+b* (97).

Hinsichtlich der Bildung von Teilfasern bestehen folgende Unterschiede: Im Stadium 1 stärker geteilt bzw. getrennt sind folgende in der Imago mehr einheitliche Muskeln: Die ventralen und dorsalen Längsmuskeln: *vlm4+5* (81), *dlm3a+b* (84), die dorsoventralen *dvm5a+b* (88), die lateralen Dorsoventralmuskeln *ldvm4a+b* (97) *dvm2, dvm3, dvm4* (91—93). In der Imago mehr getrennt, im ersten Stadium mehr einheitlich sind: Die Seitenmuskeln *ldvm1a* und *ldvm1* (94, 95), *pm5b* und *pm5c* (100) und — vielleicht — die sternalen Beinmuskeln *bm5* und *bm2* (113).

Geringe Lageverschiebungen treten in der Imago auf gegenüber dem Stadium 1 bei folgenden Muskeln: Innerhalb der dorsalen und ventralen Längsmuskulatur bei den *dlm1—4* (82—85) und *vlm3* und *4+5* (80, 81), in der dorsoventralen Muskulatur bei den *dvm5*

und *dvm6* (88, 89), in der Seitenmuskulatur bei den *ldvm3* (vielleicht), *pm11* (105), bei dem Beinmuskel *bm1* (109).

In den Stärkeverhältnissen ließen sich folgende Unterschiede feststellen: Kräftiger im Stadium 1 gegenüber der Imago sind ausgebildet: der Längsmuskel *vlm2a + b* (79), der intersegmentale Dorsoventralmuskel *ism* (86), die Seitenmuskeln *pm10* (104), *pm11* (105), der Beinmuskel *bm7* (115). Im Stadium 1 hingegen sind schwächer als im Imaginalstadium: Der dorsale Längsmuskel *dlm1* (82), die medialen Dorsoventralmuskeln *dvm1* (87), *dvm5a + b* (88), *dvm3 + 4* (92, 93), die dorsoventralen Seitenmuskeln *ldvm1 + 1a* (94, 95), *ldvm2* (99), die Beinmuskeln *bm4* (112) und *bm5* (113).

Muskeln, welche im ersten Stadium selbständig auftreten, in der Imago aber fehlen, sind, vorbehaltlich einer Nachuntersuchung des *srm8* (116a), nicht vorhanden.

Als in der Imago vorhandene Muskeln fehlen im ersten Stadium gänzlich: Der Dorsoventralmuskel *dvm7* (90), die Seitenmuskeln *ldvm14* (98) und *pm7* (101) und der Beinmuskel *bm2* (152).

b. Hinsichtlich der 1905 gegebenen Darstellung des Imaginalstadiums sind infolge der Nachuntersuchung folgende Veränderungen eingetreten: Für den ventralen Längsmuskel *vlm2a + b* (79) wurde ein neuer Teilmuskel gefunden.

Umdeutungen erfuhren folgende, 1905 als sternalpleurale Seitenmuskeln *pm* beschriebene, jetzt als laterale Dorsoventralmuskeln zu führende Seitenmuskeln *ldvm* (94—99): *pm1* in *ldvm1*, *pm2* in *ldvm1a*, *pm3* in *ldvm3*, *pm4* in *ldvm4*, *pm6* in *ldvm2*.

Einfache Umbenennungen bzw. Zusätze erhielten (vgl. S. 640 und Metathorax S. 738) die sternalen Muskeln *bm*, die *zm* (116) und *ifm* (117) eingeschlossen, durch das Beiwort »sternalis«.

Eine schärfere Fassung endlich erhielten — wie im Metathorax — der *ism* (86) als »dorsoventralis« und die tergalpleuralen Seitenmuskeln als »echte tergalpleurale« und als »intratergale« (vgl. Bd. C, S. 610ff. und 739).

c. Morphologische Betrachtung des Mesothorax auf Grund der Muskulatur des 1. Stadiums im Vergleich mit der Imago, ferner mit dem Abdomen und mit dem Metathorax im 1. Stadium.

(Vgl. 1905, S. 412, Abschn. b.)

Der Mesothorax ist im Imaginalstadium bis in die Einzelheiten der Muskelverteilung und der Skeletverhältnisse hinein ein Abbild des Metathorax; die Abweichungen sind nur graduell und beruhen

auf der dem imaginalen Mesothorax eignen, die Anzeichen von Rückbildung tragenden Entwicklungsrichtung. Ähnliches trifft zu für das erste Stadium: Es ist theoretisch zu erwarten, daß einerseits infolge der noch nicht so fortgeschrittenen Entwicklung eine Annäherung an die mit dem Metathorax gemeinsame primäre Grundlage erfolgt, da ja auch im Metathorax primäre Entwicklungszustände vorgefunden wurden. Es kann erwartet werden, daß anderseits trotzdem vielleicht ein gewisser Vorsprung in der Differenzierung der Muskulatur dem Mesothorax eigen ist gegenüber dem Metathorax, da ja der imaginale Zustand als ein bereits wieder rückgebildeter charakterisiert ist, — daß ferner Anzeichen der dem Mesothorax eignen speziellen Entwicklungsrichtung bereits im Stadium 1 auftreten. Inwiefern dieses zutrifft soll folgende Zusammenstellung zeigen.

In Anbetracht der prinzipiellen Gleichheit der Muskelverteilung und Skeletverhältnisse im ersten Stadium ergeben sich aus dem Befunde im Mesothorax die gleichen morphologischen Schlußfolgerungen wie im Metathorax; man erhält also nicht nur eine Kontrolle, sondern auch zudem noch gerade durch einige in geringem Maße abweichende Verhältnisse eine neue Bestätigung für dieselben. Es brauchen daher die im Metathorax gegebenen Ausführungen nicht noch einmal im Einzelnen wiederholt zu werden, zumal dort die im Mesothorax vorliegenden Verhältnisse stellenweise bereits verwertet wurden. Mit dem Hinweis auf jene Darlegungen seien daher nunmehr die auch für den Mesothorax geltenden Ergebnisse zusammengefaßt und die Abweichungen betont.

1. Vergleichung des 1. Stadiums auch mit der Imago hinsichtlich Skelet und Muskulatur im einzelnen.

Die ventrale Längsmuskulatur.

In der medialen Gruppe wurde ein in der Imago wie im Stadium 1 vorhandener neuer, auf den Trochantin *cp* bezüglicher Teilmuskel des *vlm2* gefunden. Dieser Teilmuskel bestätigt die Richtigkeit des für die Muskelverteilung gefundenen Prinzips der gleichwertigen Verteilung von Muskeln verschiedener Kategorien (vgl. S. 770), gemäß dessen er schon 1905 hätte erwartet werden müsen. Man findet also nunmehr innerhalb der im lateralen Hüftbezirk an der Beinbewegung beteiligten Kategorien der lateralen *ldvm*-Dorsoventralmuskeln, der sternalpleuralen *pm5*-Seitenmuskeln und der medialen! *vlm2*-Längsmuskeln je einen Anteil an dem Hüftrand und an dem Trochantin (Präcoxalplatte), während ein Trochanteranteil entsprechend der

Nebenbedeutung der ventralen Längsmuskeln (*vlm2*) und des sternalpleuralen Seitenmuskels (*pm5*) an der Beinbewegung ersichtlich nicht erwartet zu werden braucht (vgl. 1905, S. 472ff, Abschn. b u. c).

Im Einklang mit den für den Metathorax angestellten Erwägungen (S. 739) ist die Stellung der Muskeln folgende: Während der metathoracale *IIIvlm2+3* als ein aus kinematischen Gründen zweiteiliger Teilmuskel und selbständiger Ast des *IIIvlm1* (45) an das zweite Abdominalsternit (*pst*) aufgefaßt werden konnte, mit gleichzeitig einfach und doppelt intersegmentaler Bedeutung, so ist der mesothoracale *IIvlm2* (79) und *IIvlm3* (80) ein aus morphologischen Gründen zweiteiliger »Teilmuskel« eines fehlenden *IIvlm1*. Die kräftigere Ausbildung des *IIvlm2* im Stadium 1 spricht für die Begründung seiner Teilfunktion als Häutungsmuskel.

In der lateralen Gruppe zeigt der den abdominalen *IIa*, *IIIa vlm2* und *3* entsprechende *IIvlm4+5* eine stärkere Trennung der beiden Teilbündel, jedoch einen zum *IIvlm3* weniger gekreuzten Verlauf; dies entspricht der Anschauung, daß die im Übergangszustande des Stadium 1 erhöhten intersegmentalen Bewegungsvorgänge während der nachembryonalen Metamorphose zurücktreten gegenüber der in der Imago durch gekreuzte Muskeln erhöhten intersegmentalen Festigkeit.

Die dorsale Längsmuskulatur.

Die Betrachtung dieser Muskulatur nach den in der Imago vorliegenden Tatsachen hatte 1905 zu der Erkenntnis geführt, daß die dorsale Längsmuskulatur, soweit sie nicht der Bewegung der Flügel dient, für die intersegmentale Verbindung in Anspruch genommen wird, daß ferner dieser intersegmentalen Verbindung speziell gesonderte Skeletteile, die Präsegmentallamellen *tv* entsprechen, welche vor den Seitenteilen des Tergits liegen und als an diesen Stellen kräftig chitinisierte Teile der Intersegmentalfalte aufzufassen sind; sie machen den dahinter gelegenen, dem Ansatz der Flügel dienenden Seitenbezirk des Tergits unabhängig von den mit intersegmentalen kinematischen Vorgängen verbundenen Störungen. Während im Metathorax ein dorsaler Längsmuskel *dlm2* (1905: *dlm1*) als typischer, wenn auch rudimentärer (vgl. S. 741 und 1905, S. 393) Flügelmuskel auftrat, dient der ihm homologe mesothoracale *IIdlm2* ausschließlich der intersegmentalen Verbindung. Letztere gestaltet sich also derart, daß der mediale Komplex der dorsalen Längsmuskeln von der Präsegmentallamellenbasis oder vom Tergit des Segmentes zum festen Tergit oder zur Basis der Präsegmentallamelle des folgenden Segmentes verläuft, während der laterale

Komplex *dlm 3 + 4* vom festen Tergit des vorhergehenden zum distalen Teil der Präsegmentallamelle des folgenden Segmentes verläuft (vgl. 1905, S. 413, 414).

Ein Vergleich des Imaginalbefundes mit den im ersten Stadium vorliegenden Verhältnissen zeigt nun, daß hinsichtlich der intersegmentalen Verbindung und Ausbildung von Präsegmentallamellen grundsätzlich eine völlige Übereinstimmung beider Stadien herrscht — abgesehen von einer anscheinend noch nicht ganz streng durchgeführten Abgliederung der mesothoracalen Präsegmentallamelle *tv* (vgl. hierzu Nr. 83) — eine Übereinstimmung, welche als charakteristische Eigenschaft der flügeltragenden Segmente gut übereinstimmt mit der schon im ersten Stadium soweit gediehenen Anlage des Flügels. Es liegt also in der Bezugnahme der thoracalen dorsalen Längsmuskulatur auf genannte skeletale Bildungen trotz ihrer den abdominalen noch so ähnlichen Lagebeziehungen keineswegs jener primäre Zustand vor, welcher den flügellosen Abdominalsegmenten eigen ist; diese Tatsache wird später, S. 473, 625f., weiter verwertet werden müssen.

Allgemeine Verschiedenheiten im Stadium 1 gegenüber der Imago beziehen sich auf die im ersten Stadium gegebenen primären Zustände der Lagebeziehungen der im übrigen typisch auftretenden vier Längsmuskeln, die denen im Metanotum und in den abdominalen Tergiten gleichen. Es sind demnach in der Imago geringe Lageverschiebungen eingetreten.

Im übrigen gilt für diese Muskeln gleiches wie im Metathorax: Die morphologisch laterale Gruppe *dlm5* fehlt auch hier, und innerhalb der morphologisch medialen Gruppe unterscheidet man einen seitlich-dorsalen von einem medianpaarigen Komplex.

Spezielle Abweichungen gegenüber der Imago treten auf im seitlich-dorsalen Komplex durch die Zweiteiligkeit des *IIdlm3*, welche für die Beurteilung des prothoracalen *Idlm3* (128, 129) wichtig wird. Im medianpaarigen Komplex herrscht hinsichtlich der einem primären Befunde schon nicht mehr entsprechenden Tiefenlage (gegen das Körperinnere) des *IIdlm2* (83) bereits Übereinstimmung mit dem Imaginalbefund, aber ein Unterschied vom Metathorax. Der *II dlm 1* (82) ist in der Imago kräftiger entwickelt, sodaß für ihn vielleicht eine geringe Funktion als Flügelmuskel nicht ganz ausgeschlossen erscheint (vgl. 1905, III. Teil, der Flügelmechanik 6. Stufe, S. 663f. u. S. 677f.).

Infolge der übereinstimmenden Verteilung der meso- und metathoracalen *dlm*-Muskeln ist die 1905, S. 413, aufgestellte Homologie nicht mehr zulässig: Der metathoracale *III dlm 2* (1905, *IIIdlm1*) ent-

spricht nicht mehr den beiden mesothoracalen medianpaarigen Längsmuskeln, sondern ist nur einem derselben, dem *IIdlm2* homolog. Daraus folgert aber die merkwürdige Tatsache, daß der dem metathoracalen Flügelmuskel homologe mesothoracale *dlm2* als ausschließlicher Intersegmentalmuskel eine ganz andre Funktion besitzt. Durch diese Homologie aber findet nunmehr auch der metathoracale *IIIdlm1* (1905: *dlm1a*) einen homologen *IIdlm1* im Mesothorax.

Die mediale Dorsoventralmuskulatur.

Hinsichtlich des Auftretens dieser Muskelkategorie in zwei primären, den *edvm*-Dorsoventralmuskeln im Abdomen entsprechenden Gruppen, hinsichtlich der Unterscheidung der einzelnen Muskeln als primäre, durch Trochanterbewegung oder den Besitz einer Chitinsehne charakterisierte Stammuskeln gegenüber den sekundären, sei auf die im Metathorax gegebene Übersicht verwiesen (vgl. S. 743f. u. S. 744), da für die homologen Muskeln im Mesothorax gleiches gilt.

Im Vergleich dieser Muskulatur des ersten Stadiums mit der imaginalen fällt es auch hier auf, daß mit Ausnahme des *dvm7* (90) sämtliche Muskeln im Stadium 1 bereits differenziert auftreten, — zum Teil in noch höherem Grade, als es in dem wieder rückgebildeten imaginalen Mesothorax der Fall ist — und zwar bereits in den für die Flügelmuskulatur der Imago charakteristischen, dieser bereits sehr angenäherten Lagebeziehungen; es fehlt im Stadium 1 hauptsächlich nur noch die Zerlegung des tergalen Skelettes und die Massenzunahme der Flügelmuskeln. Ebenso wie im Metathorax entsteht auch hier die Frage, ob in der im Stadium 1 vorliegenden Muskelverteilung das Endergebnis allein der Beinmechanik oder ob in derselben auch der morphologische Ausdruck der auf die Bildung des Flügels bezüglichen Entwicklungsvorgänge zum Ausdruck kommt. Man kommt dabei zu dem gleichen, durch den *IIdvm5* (88) und *IIdvm3+4* (92, 93) noch bekräftigten Ergebnis, daß auch hier gerade die typischen Lagebeziehungen der tergalen Ursprungsstellen als ein Hinweis auf die Anlage des Flügels zu gelten haben (vgl. im Metathorax Bd. C, S. 751 u. 800).

Im einzelnen sind folgende Unterschiede hervorzuheben:

Die kräftigere Ausbildung des intersegmentalen Rotator *ism* (86) deutet auf erhöhte Anforderungen der intersegmentalen Bewegungsvorgänge. Die bedeutende Massenzunahme der *IIdvm1* (87) und *IIdvm3+4* (92, 93), die geringere des *IIdvm5* (88) verrät die Bedeutung dieser

Muskeln als Flügelmuskeln, während die relative Konstanz der vorderen und hinteren Stamm-Muskeln *dvm6* (89) und *dvm2* (91) auf deren gleichmäßige Funktion in allen Stadien als ausschließliche Beinmuskeln hinweist; diese letzteren Muskeln konnten daher als Vergleichsmaß zur Abschätzung der Größenzunahme andrer Muskeln dienen.

Besonderes Interesse bietet der Zerfall der *dvm5* (88) und *dvm2—4* (91—93) in Teilmuskeln, welche in der Imago fehlen: Die auffallende Zweiteilung des *dvm5a* + *b* (88) — im Unterschied zum metathoracalen im Stadium 1 — kann als ein primärer Zustand gedeutet werden, in welchem dieser Muskel — den analogen Vorgang der Trennung eines *dvm1* (87) aus dem *dvm6* (89) wiederholend — in einen Flügelanteil *5a* und in einen Beinanteil *5b* zerfiel. Diese Zweiteiligkeit würde sich im Mesothorax infolge der geringen Bedeutung des Segments für die Flugmechanik noch erhalten haben, während im Metathorax bereits zeitig die Massenentwicklung des Muskels eingeleitet wird; zudem weist der dem *dvm6* besonders benachbarte Teilmuskel *5b* auf die Herleitung von jenen hin.

Die im Vergleich zu der metathoracalen noch schärfer ausgeprägte Dreiteiligkeit der hinteren Dorsoventralmuskelgruppe *IIdvm2—4* (91 bis 93) kann in der gleichen Weise wie bei dem *dvm5* begründet werden. Gerade das zunächst getrennte Auftreten dieser Muskeln im ersten Stadium, ihre Vereinheitlichung dann aber in dem bei wenig spezialisierter Flügelmechanik (vgl. III. Teil, S. 672, 678—680)) rückgebildeten imaginalen Mesothorax weisen darauf hin, daß das larval-dreiteilige Auftreten dieser Muskulatur in den für die Flügelmechanik typischen Lagebeziehungen auch für den Metathorax als Hinweis auf den Flügel in morphologischem Sinne gelten darf. Die Vereinheitlichung ist lediglich durch Massenzunahme bei dem Mangel lokalisierter Teilmechanik zu erklären. Eine exakte Lösung der Frage, ob die Zerlegung der *IIdvm5* und *IIdvm2—4*, ebenso wie das Auftreten der vollständigen Differenzierung sämtlicher lateraler und medialer Dorsoventralmuskeln allein kinematisch aus den Anforderungen der Beinmechanik heraus verständlich sind, oder ob hierin außerdem noch ein morphologischer Ausdruck für die Flügelentwicklung liegt, wird nicht möglich sein; ich möchte mich jedoch auf Grund der angestellten Erwägungen für letzteres entscheiden. Schließlich zeigt das allerdings sehr auffällige Fehlen eines *dvm7* (90), daß auf den Flügel gerichtete progressive Entwicklungsvorgänge auch in qualitativer Hinsicht im Mesothorax postembryonal auftreten, trotz der sonst schon überall fertig durchgeführten Muskelverteilung.

In welcher Weise der *dvm7* auftritt, kann nur durch die Untersuchung späterer Stadien entschieden werden, vgl. auch den *ldvm14* S. 469.

Die Pleuralmuskulatur (vgl. 1905, S. 416).

In der Auffassung über die morphologische Stellung einiger dieser Seitenmuskeln sind gegenüber der 1905 gegebenen Darstellung die gleichen großen Änderungen eingetreten, welche auch im Metathorax durchgeführt werden mußten. Die Begründung für die nachstehend befolgte Auffassung, Einteilung und Bezeichnung der Muskeln ist bei Besprechung des Metathorax gegeben; es sei daher auf dieselbe verwiesen, da auch im ersten Stadium fast sämtliche metathoracalen Muskeln im Mesothorax homolog vertreten sind (vgl. S. 752ff.). So wird auch der Befund der mesothoracalen Seitenmuskeln in gleicher Weise für die bereits angedeuteten morphologischen und kinematischen Gesichtspunkte geltend gemacht. Die hauptsächliche Veränderung beruht auch hier darauf, daß eine Reihe als sternalpleural geführter Muskeln als dorsoventrale Seitenmuskeln *ldvm* oder als intratergale Muskeln (*pm*) aus jener Kategorie ausscheiden.

Im Vergleich des Stadium 1 mit der Imago zeigt es sich auch hier, daß fast sämtliche imaginalen Muskeln differenziert vorliegen, daß die Muskeln nicht nur in dem völlig gleichen sternalen Endbezirk unverändert angetroffen werden, sondern daß auch tergal die Muskeln in den typisch imaginalen Lagebeziehungen bereits ausgebildet sind und daß Verschiedenheiten nur vorliegen hinsichtlich der — nach Maßgabe der noch undifferenzierten tergalen und pleuralen Skeletteile — vereinfachten Ansatzverhältnisse, hinsichtlich der Größenunterschiede und hinsichtlich der Entwicklung von Teilmuskeln. Auch werden bei wenigen Muskeln geringe Verschiebungen vorgefunden.

Dorsoventrale Seitenmuskeln.

Änderungen in der Darstellung von 1905 treten nur hinsichtlich der morphologischen Auffassung und der Bezeichnung der hier in Betracht kommenden Muskeln ein (vgl. die Übersicht in Abschnitt b S. 460). Es wird eine reich differenzierte vordere Gruppe dorsoventraler Seitenmuskeln unterschieden von einer hinteren Gruppe, welche durch einen einzigen Muskel vertreten ist.

In der vorderen Gruppe sind als zwei primäre Beinmuskeln aufzufassen: Der vielleicht an der Flügelbewegung beteiligte Trochantermuskel *ldvm3* (96, *pm3*) und der Hüftmuskel *ldvm4* (97, *pm4*)

mit seiner Chitinsehne. Die übrigen sekundären Muskeln beziehen sich auf die Teilmechanismen im sternalen Bereich: *ldvm1* (94, *pm1*) als Trochantinmuskel, *ldvm14* (90, *pm14*) am Coxosternum, *ldvm1a* (95, *pm2*) als Flügelmuskel.

In der hinteren Gruppe ist der *ldvm2* (99, *pm6*) gleichzeitig ein Bein- und Flügelmuskel.

Im Vergleich des Stadium 1 mit der Imago ist zu betonen, daß die abweichend im Stadium 1 nur als Beinmuskeln funktionierenden Muskeln sämtlich mehr oder weniger dicht unterhalb der als tergale Seitenfalte auftretenden Flügelanlage an der gleichförmigen, festen Chitinplatte der thoracalen Seitenwand entspringen.

Abweichungen im einzelnen sind folgende: Als Flügelmuskel erfahren die beiden *ldvm1a* und *ldvm2* in der Imago eine erhebliche Größenzunahme. Dabei ist auch im Stadium 1 der mesothoracale *ldvm2* schwächer als der metathoracale. Der Trochantermuskel *ldvm3* nimmt an Größe anscheinend nicht zu: Er gewinnt also im imaginalen Mesothorax nur ganz nebenbei eine Beteiligung an der Flügelmechanik oder überhaupt nicht — im Unterschied vom metathoracalen *IIIldvm3* (61). Der Hüftmuskel *ldvm4* ist also der kräftigste Muskel im Stadium 1.

Die Zerlegung des lateralen Dorsoventralmuskels *ldvm1* + *1a* (94, 95) ist auch sternal (vgl. den *pm5b*, *c* [100]) nicht durchgeführt. Den Mangel auch dieser sternalen Differenzierung darf man vielleicht auf eine noch nicht völlige Durchführung der auf den Flügel gerichteten Entwicklungsvorgänge betrachten, ebenso sehr die Tatsache, daß sehr eigentümlicherweise der *ldvm 14* (98) — vgl. den *dvm 7*, S. 468 — völlig fehlt. Das Auftreten dieses bei Insekten sonst allgemein verbreiteten Flügelmuskels ist demnach bei der Hausgrille noch nicht typisch genug, um sein embryonales Auftreten zu bedingen. Die besondere Nähe des *II ldvm3* (96) bei dem Teilmuskel *ldvm4b* (97) weist auf die genetisch enge Zusammengehörigkeit der beiden Muskeln hin. In dieser Hinsicht ist das getrennte Auftreten eines Teilmuskels *ldvm 4a* innerhalb der Hüftmuskulatur (97) als primärer Befund wie im Metathorax (vgl. Bd. C, S. 787) von besonderem Werte: Denn man kann ihn als Begleitmuskel der sekundär differenzierten *ldvm1* und *1a* auffassen, so daß zwei Teilgruppen innerhalb der vorderen Gruppe: *ldvm 4b* und *ldvm 3* als hinterer Komplex, *ldvm 4a*, *ldvm 1* + *1a* (und *ldvm 14* in der Imago) als vorderer Komplex unterschieden werden dürfen. Endlich bekräftigt der im Vergleich zum Metathorax größere Abstand des *ldvm 4* (97) vom *pm 5* (100) (vgl. S. 454, Bd. C, S. 778) die Unterscheidung der beiden Muskeln als Angehörige verschiedener Kategorien.

Unterbrochene Seitenmuskeln und intratergale Muskeln.

Als einziger sternalpleuraler Seitenmuskel tritt der *pm5* (100) wie in der Imago auf, jedoch ist eine Sonderung der Teilbündel *5b* und *5c*, ganz entsprechend dem *ldvm 1* und *1a*, noch nicht vorhanden.

Innerhalb der Gruppe der topographisch tergalpleuralen Muskulatur ist gleichfalls (vgl. Bd. C, S. 809) der Unterschied zwischen echten tergalpleuralen Seitenmuskeln und intratergalen Muskeln versucht worden. Infolge der Auffassung der unterhalb der Flügelfalte befindlichen Skeletbezirke zum Teil noch als morphologisch tergale Anteile kann der echte tergalpleurale *pm7* (101) nicht mehr als intrapleural bezeichnet werden (vgl. 1905, Nr. 85, S. 406). Er fehlt im Stadium 1 höchst auffallenderweise gänzlich: Wenn ihm auch in der Imago keine erhebliche Bedeutung zukam, so hätte doch angenommen werden können, daß er gerade infolge seiner imaginalen Rückbildung larval frühzeitig angelegt wird, zumal außer dem *ldvm 14* alle übrigen Muskeln bereits ausgebildet sind. Auf welche Weise er nachembryonal etwa entsteht, bleibt zunächst zweifelhaft; vgl. den *ldvm 14*, S. 469 und *dvm 7*, S. 468.

Ein dem metathoracalen homologer und ihm gleichgebildeter echter tergalpleuraler Seitenmuskel wurde ferner in dem *pm8a* (102) aufgefunden, der sich aber speziell durch seine Teilfaser *pm8x* von jenem unterscheidet. Diese Teilfaser widerspricht vielleicht der Auslegung des *pm 8* als ein dem abdominalen *ipm 5* (vgl. Bd. C, S. 807) etwa homologer Muskel; denn er weist — vielleicht als Stammuskel des *pm8a* — auf die Herleitung des *pm8a* vom Mesonotum her hin. Doch gehe ich hier auf spekulative Erörterungen nicht weiter ein.

Bei dem Vergleich des ersten Stadiums mit der Imago ist — abgesehen von dem bereits erwähnten Fehlen des *pm7* — wiederum (vgl. Bd. C, S. 805f.) zu betonen, daß von den typisch verteilten übrigen, den intratergalen Muskeln *pm9* (103), *pm 10* (104), *pm 11* (105) relativ stärker ausgebildet sind als in der Imago, nicht merklich dagegen der *pm 12 + 13* (106, 107), dessen im Unterschied von der Imago einheitliche Masse jedoch an beiden Enden breiter ansetzt. Dadurch wird die Lagebeziehung der beiden Lamellen der Flügelduplikatur an ihrer Basis innerhalb einer großen Strecke und durch erhebliche Muskelkräfte gesichert; diese Verfestigung hat augenscheinlich den Zweck, sowohl beim Übergang des Embryonalzustandes in den Normalzustand die Normallage des betreffenden Teile herbeizuführen, als auch den

Gefahren, welchen diese Lagebeziehung bei späteren Häutungen ausgesetzt ist, entgegen zu wirken.

Der Umstand schließlich, daß der in der Imago episternal gelagerte Muskel *pm11* im Stadium 1 als epimeral bezeichnet werden mußte, deutet jene Allgemeinverschiebung der Gesamtfläche des Mesonotum gegenüber der thoracalen Seitenwand an, auf welche später zurückzukommen sein wird (vgl. S. 627).

Der Stigmenmuskel

kehrt in der von der Imago bekannten Ausbildung wieder. Für seine morphologische Auffassung erhält man einen neuen Gesichtspunkt durch den Vergleich mit den abdominalen Stigmenmuskeln. Von den dort angetroffenen beiden Muskeln, dem echten Stigmenmuskel *stim* (16, 32, 43) und den lateralen Stigmenmuskeln entspricht er gemäß einer allgemeinen Homologie den letzteren, — welchem dieser beiden im einzelnen, kann nicht näher bezeichnet werden. Jedenfalls sind sie durch ihre außerhalb des Peritrema befindliche Ursprungsstelle als echte sternalpleurale Seitenmuskeln charakterisiert. Da ein *stim* im Mesothorax fehlt, wird die Funktion der thoracalen (vgl. Prothorax S. 518) Stigmen in andrer Weise vollzogen als im Abdomen, was auch in der verschiedenen Ausgestaltung des Peritrema zum Ausdruck kommt.

Die sternale Muskulatur.

Von den mit ganz besonderen, speziellen Funktionen betrauten Muskeln kehren der Intersegmentalfaltenmuskel *ifm* (117), der Gabelseitenmuskel *zm* (116) in gleicher Ausbildung wieder.

Im weiteren Vergleich der Verhältnisse im Stadium 1 mit der Imago lassen sich folgende Abweichungen feststellen: Hinsichtlich der Stärkeverhältnisse ist eine Massenzunahme des Trochantermuskels *bm4* (112) und des Hüftmuskels *bm5* (113) in der Imago festzustellen. Auch mag der *bm1* durch Faserverlängerung eine geringe Erhöhung seiner Wirkung erfahren, da er im ersten Stadium noch nicht so weit medianwärts reicht. Während der dritte Beinmuskel *bm3* (111) und der sechste *bm6* (114) relativ gleich kräftig bleiben, ist der Muskel des hinteren Außenrandes der Hüfte *bm7* (115) im Stadium 1 ganz besonders kräftig entwickelt. In der Imago ist letzterer rückgebildet; er wird dort vertreten durch den sich nachembryonal kräftig entwickelnden *bm5* und den im Stadium 1 fehlenden *bm2* (110, 113). Es ist wahrscheinlich, daß letzterer Muskel als Teilmuskel des *bm5* erst allmählich auftritt.

Es ist demnach für die sternale Beinmuskulatur im Mesothorax nicht nur eine allgemeine Verstärkung der Muskelfasern durch Gebrauch derselben während des nachembryonalen Lebens, sondern auch ein Vikariieren einzelner Beinmuskeln am äußeren Hüftrand festgestellt. Es wird sich schwer ermitteln lassen, welche Bedeutung im speziellen diesen wechselnden Stärkeverhältnissen zukommt. Der *bm7* tritt ja, morphologisch betrachtet, als Muskel der unpaaren Apophyse speziell neben die Muskeln *bm5* und *bm2* der Gabelapophyse, indem er aus diesem ganzen Komplex heraus — nach dem Prinzip der gleichwertigen Beteiligung der Muskelkategorien an den in ihrem Bereich liegenden Teilmechanismen (vgl. Bd. C, S. 770) — als Mitgänger der im Mesothorax begonnenen und im Prothorax zu Ende durchgeführten Ausgestaltung des epimeralen Sternits (Sternellum) — dem Abschnitt der unpaaren Apophyse mit ausschließlich intersegmentaler Bedeutung (vgl. 1905, S. 439) — auftritt. Es ist höchst wahrscheinlich, daß er als ein zum Teil intersegmental wirksamer Muskel zunächst für die Häutungen besondere Bedeutung besitzt, dann aber durch die infolge ihrer Stellung kinematisch wirksameren, ausschließlichen Beinmuskeln teilweise ersetzt wird. Vielleicht auch steht er in kinematischer Wechselwirkung mit dem imaginal gleichfalls rückgebildeten *Ivlm2a + b* (120).

Neu aufgefunden wurde ein zarter Muskel, welcher von der Präsegmentallamelle an den Darm geht; über seine mehr funktionelle Bedeutung vergleiche S. 459, *IItim* (118).

2. Zusammenfassende Vergleichung der aus der Betrachtung des Mesothorax und des Metathorax im ersten Stadium gewonnenen Ergebnisse mit den imaginalen Zuständen hinsichtlich Skelet und Muskulatur.

Bei der grundsätzlichen Gleichheit in der Ausgestaltung der beiden flügeltragenden Thoracalsegmente lassen sich die aus der Untersuchung des ersten Stadiums gewonnenen Ergebnisse für beide Segmente gemeinschaftlich zusammenfassen.

Beide Segmente befinden sich im Stadium 1 bereits in einem weit vorgeschrittenen Entwicklungszustand, welcher im sternalen Bezirk hinsichtlich des Skelettes dem imaginalen gleicht, hinsichtlich der Muskulatur der Ausgestaltung der Imago mit wenigen aber bemerkenswerten Ausnahmen annähernd gleichkommt. Tergal bestehen hingegen infolge der bereits angelegten, aber noch nicht ausgewachsenen Flügel Abweichungen. Diese Abweichungen betreffen aber hauptsächlich nur die äußere Ausgestaltung, d. h. die noch fehlende Ausbildung

des imaginalen tergalen Skelettes zu Flügelgelenkteilen und Bezirken, während hinsichtlich der inneren Ausgestaltung die Verteilung der Muskeln in einer der Imago völlig entsprechenden typischen Weise durchgeführt ist. Der hier im Bereich der Flügelanlage bestehende Unterschied ist hinsichtlich der Muskulatur also hauptsächlich ein quantitativer, ein gradueller, d. h. die Muskeln erfahren im wesentlichen nur noch eine Größenzunahme.

Aber auch in der Ausgestaltung des tergalen Skelettes ist bereits in dem Auftreten der Präsegmentallamelle und der Pleuralleiste mit ihrem noch einfach gestalteten tergalen Ende samt allen typischen Muskeln ein weit vorgeschrittener Zustand erkennbar, welcher speziell mit dem Auftreten der Flügel verknüpft und für diese charakteristisch ist (vgl. Bd. C, S. 626, 751).

Anzeichen einer dem Mesothorax und Metathorax gemeinsamen primitiven Grundlage, auf welcher die imaginal etwas verschiedenen Segmente im Stadium 1 einander näher kommen, sind neben der gleichen Ausgestaltung des Skelettes im tergalen Bezirk und in der thoracalen Seitenwand jedoch noch vorhanden: Hierhin sind zu rechnen die der Anordnung und Form abdominaler Längsmuskeln gleichende Ausbildung der dorsalen Längsmuskulatur, die noch nicht zu Ende geführte, noch mit geringen nachembryonalen Verschiebungen verbundene Verteilung der medialen und lateralen Dorsoventralmuskeln, welche durch diese primäre Verteilung und durch das Auftreten bestimmter Teilmuskeln von den innerhalb dieser Kategorien vorliegenden genetischen Zusammenhängen Kunde und für die morphologische Auffassung der Muskeln Anhaltspunkte geben. Hierher ist auch die Erscheinung zu rechnen, daß die der intersegmentalen Verbindung dienenden dorsalen und ventralen Längsmuskeln zueinander und auch in ihren Teilfasern jenen gekreuzten Faserverlauf noch nicht in dem Maße durchgeführt zeigen, welches für die Imago so charakteristisch ist. Es treten geringe Verschiebungen der Muskeln zueinander überall auf, so daß hierin eine weitere Ausgestaltung durch kinematische Vorgänge, durch Gebrauch veranschaulicht wird.

Die Betrachtung der Größenunterschiede der Muskeln sowie das Fehlen einzelner Muskeln gibt Aufschluß über die Verschiedenheiten beider Stadien in kinematischer Hinsicht. Besonders interessieren hier dreierlei Arten von Beziehungen, welche 1) hinsichtlich des Schlüpfens des Embryo aus dem Ei und der Häutungsvorgänge, 2) hinsichtlich der Beinmechanik und 3) hinsichtlich der Flügelanlage bestehen.

1) Eine Reihe von Muskeln, welche im Stadium 1 besonders kräftig ausgebildet sind, in der Imago aber schwächer oder rückgebildet werden, weisen dadurch auf ihre Bedeutung für die intersegmentalen und sonstigen Bewegungsvorgänge bei Häutungen hin, welche besonders bei dem Schlüpfen des Embryo aus dem Ei, bei der ersten Embryonalhäutung und zur Herstellung der Normallage des Tieres z. T. sehr erhebliche Leistungen beanspruchen. Diesen mechanischen Vorgängen dienen die dorsalen Längsmuskeln, von den ventralen Längsmuskeln ganz besonders der *vlm 2a + b* (79), der intersegmentale Rotator *ism* (52, 86), von den Beinmuskeln besonders der mesothoracale *bm 7* (115), ferner sämtliche tergalpleuralen Muskeln in verschiedener Weise. Die als intratergal zusammengefaßten tergalpleuralen *pm 9—12* zeichnen sich dabei durch ihre gegenüber der Imago beträchtlich relativ kräftigere Ausbildung aus und durch ihre besonderen, auf die Sicherung der Flügelanlage hinzielenden Aufgaben. Trotzdem sie in der Imago als direkte Flügelmuskeln oder Hilfsmuskeln bei der Flügelbewegung tätig werden, werden sie nachembryonal an Masse rückgebildet. Ihre Rolle im Stadium 1 — und vielleicht auch in den späteren Stadien zur Ausgestaltung der Flügelgelenkteile — ist daher eine beträchtliche und wird von den mechanischen Aufgaben bei der Flügelbewegung nicht übertroffen. Daß innerhalb der dorsalen und ventralen Längsmuskulatur durch Anbahnung des gekreuzten Faserverlaufs die Erhöhung der intersegmentalen Festigkeit nachembryonal angestrebt wird, deutet demgegenüber auf die Besonderheit der intersegmentalen Beziehungen vor und noch innerhalb des Stadium 1 hin.

2) Die in der Beinmuskulatur zwischen der Imago und dem Stadium 1 bestehenden Unterschiede sind gleichfalls relativ beträchtlich genug, um zu zeigen, daß die Ausgestaltung der Beinmuskulatur mit dem Stadium 1 noch nicht beendet ist, sondern daß die Vorgänge der nachembryonalen Beinmechanik noch weiterhin allmählich ausgestaltend wirksam sind. So erfährt auch die Beinmuskulatur durch Gebrauch eine nachembryonale Vervollständigung, Verstärkung und eine Präzisierung ihrer Fasermassen, Vorgänge, die im Mesothorax besonders auffällig sind und S. 472 besprochen wurden (vgl. S. 618).

3) Die hinsichtlich der Flügelmuskulatur bestehenden Unterschiede zwischen der Imago und dem Stadium 1 interessieren nach zweierlei Richtungen: Einmal verraten sich die Flügelmuskeln der beiden dorsoventralen Kategorien *dvm* und *ldvm* als solche durch ihre geringe Massenentwicklung im Stadium 1, sodann geben sie Anhalts-

punkte für die Auffassung der Art der Flügelentwicklung und zur Beurteilung des im Stadium 1 bestehenden Grades derselben.

Hinsichtlich der Art der Flügelentwicklung war zwar einerseits der Schluß erlaubt, daß die den imaginalen ähnlichen typischen Lagebeziehungen dieser Flügel- und Beinmuskulatur im tergalen Bezirk nicht allein auf Rechnung der Beinmechanik zu setzen seien, sondern daß darin auch ein morphologischer Ausdruck der Flügelentwicklung gesehen werden dürfe. Anderseits schien es jedoch nicht gänzlich ausgeschlossen zu sein, daß die Teilungsvorgänge innerhalb der dorsoventralen Muskulatur in ihren Anfängen durch die mechanischen Anforderungen einer verschieden gerichteten Zugwirkung innerhalb eines Muskels bei der Beinbewegung eingeleitet sein könnten, so daß in den Beziehungen der Beinmechanik zur tergalen Fläche ein sekundärer Anknüpfungspunkt für die Flügelmechanik gegeben erscheint. Die Beurteilung dieser Beziehungen wird bei der Betrachtung des Prothorax besonders schwierig sein; jedenfalls aber zeigten die in der dorsoventralen Muskulatur des Mesothorax gegenüber dem Metathorax vorliegenden Abweichungen ganz besonders, daß die tergalen Lagebeziehungen der Muskeln zum Teil durch die Entwicklung der Flügel begründet werden dürfen.

Hinsichtlich des Grades der Flügelentwicklung ergibt sich daraus die Anschauung, daß die Entwicklung auch der Flügelmuskulatur im ersten Stadium im wesentlichen bereits zu Ende durchgeführt ist, daß die weitere Ausgestaltung dieser Muskulatur also eine graduelle, quantitative ist. Dies gilt im besonderen für den Metathorax. Im Mesothorax liegen jedoch abweichende Dinge vor, welche die Flügelentwicklung auch in qualitativer Hinsicht noch nicht beendet erscheinen lassen: Daß diese Tatsache als ein allgemeiner Grundsatz verwertet werden darf, scheint in Anbetracht der Rückbildung des Mesothorax hinsichtlich der Flügelmechanik unzulässig; ihre Bedeutung wird wesentlich eingeschränkt dadurch, daß auch im sternalen Bezirk analoge Unvollkommenheiten und Wandlungen hinsichtlich der Beinmechanik vorliegen. Folgende besondere Abweichungen des ersten Stadiums vom Imaginalstadium im Mesothorax — im Unterschied auch vom Metathorax im Stadium 1 — zeigen hinsichtlich der Flügel eine Divergenz beider Segmente in dem soeben dargelegten Sinne schon im Stadium 1 an: Das geteilte Auftreten der Dorsoventralmuskeln *IIdvm 5* (88) und *IIdvm 2—4* (91—93), die Einheitlichkeit des *IIpm 12* und *13* (106, 107), das Fehlen des tergalpleuralen *IIpm 7*, das Fehlen der dorsoventralen *IIdvm 7* (90) und *IIIdvm 14* (98). Das Fehlen letzt-

genannter Muskeln ist derart auffällig, daß der Nachweis, es möchten diese Abweichungen individueller Natur sein oder nicht, noch erbracht werden muß.

Andre Besonderheiten des Mesothorax gegenüber dem Metathorax beruhen noch in folgenden Unterschieden: In dem Mangel einer sternalen Differenzierung des lateralen Dorsoventralmuskels *Idvm1 + 1a* (94, 95) zugleich des sternalpleuralen *IIpm5b + c* (100), die nicht mehr primäre Tiefenlage des *IIdlm2* (83).

Typische Besonderheiten des imaginalen Mesothorax dem Metathorax gegenüber treten also schon im ersten Stadium hervor; sie zeigen einen gewissen Vorsprung in der Entwicklung des Mesothorax einerseits, anderseits aber tritt die primäre Grundlage stellenweise aus dem Grunde hervor, daß die sekundären Rückbildungserscheinungen bei der geringen Bedeutung der Flügelmechanik im Mesothorax sich nicht so frühzeitig geltend machen.

Die Zweiteiligkeit des dorsalen Längsmuskels *IIdlm3a + b* (84) im Stadium 1 ist ein Zeichen der verwandtschaftlichen Stellung des Mesothorax zum Prothorax, welche in der Imago nicht mehr zum Ausdruck kommt.

E. Der Prothorax I[1].

a. Einzelbeschreibung der Muskeln.

Die Längsmuskulatur (vgl. 1905, S. 418).

Die ventrale Längsmuskulatur.

119) (1905: 102) Musculus prosterni primus, *Ivlm1*, intersegmentaler medianer paariger ventraler Längsmuskel (vgl. Bd. C, Taf. XXIf., Fig. 14—17, 23).

Der Muskel entspricht im allgemeinen dem Befunde in der Imago, jedoch tritt er hier im Stadium 1 als zweiteiliger Muskel auf, dessen beide Komponenten paarig symmetrisch verlaufen. Dadurch ist der Muskel als echter Doppelmuskel erwiesen, dessen paarige Anlage postembryonal in der Imago völlig vereinheitlicht wird.

Die beiden anfangs seitlich platten, dann aber quer-rundlichen Bündel entspringen nahe beieinander, aber völlig getrennt an der unpaaren Proapophyse, treten nach hinten auseinander und setzen entfernt voneinander an der breiten unpaaren Mesapophyse an. Der mittel-kräftige, dem *IIvlm3* (80) fast gleichkommende Muskel — d. h.

[1] Vgl. Textfiguren 37—48; Bd. C, Taf. XIXff., Fig. 1—21, 24, 25, 38; Bd. CI, Taf. XXVI, Fig. 41, 42, 49, 50.

je seine Symmetriehälfte — ist im ganzen anscheinend kräftiger als in der Imago entwickelt.

120) (1905: 103) Musculus prosterni secundus, *Ivlm2a + b*, intersegmentaler medianpaariger ventraler Längsmuskel (vgl. Bd. C, Taf. XXIf., Fig. 14—17).

Er entspricht dem Befunde in der Imago und gleicht durchaus dem mesothoracalen *IIvlm 2a + b* (79), dem er jedoch an Stärke nachsteht.

Wie dieser ist er sowohl im Stadium 1 als auch in der Imago in seiner Ansatzstrecke zweiteilig, indem der eine Teilmuskel *2b* am Trochantin *cp* mit dem *IIldvm 1 + 1a* (94, 95) zusammentrifft, während der Hauptmuskel *2a* am Hüftrande ansetzt. Er erscheint in beiden Stadien von relativ gleicher Stärke, im ersten Stadium stärker als *Ivlm1* (109) und der folgende *Ivlm3.*

121) (1905: 104) Musculus prosterni tertius, *Ivlm3*, intersegmentaler medianpaariger ventraler Längsmuskel (vgl. Bd. C, Taf. XXIf., Fig. 14—17).

Er gleicht dem in der Imago beschriebenen Muskel, ist aber im ersten Stadium etwas schwächer als der vorige.

Er setzt medial dicht neben dem *vlm5* an, den er, abweichend von der Imago (vgl. 1905, Nr. 106) hier nicht kreuzt; während sein Verhalten zum *Ivlm4* (1905, Nr. 105) das gleiche ist. Seine relative Stärke ist so ziemlich in beiden Stadien gleich.

122) (1905: 105) Musculus prosterni quartus *a + b*, *Ivlm 4a + b*, intersegmentaler lateraler ventraler Längsmuskel (vgl. Bd. C, Taf. XXI, Fig. 12—16).

Der Muskel entspricht im allgemeinen den im Imaginalstadium gefundenen Tatsachen.

Wie in der Imago entspringt er vorn lateralseitig etwas oberhalb des folgenden *Ivlm5* und setzt unterhalb desselben etwas medialseitig an, als lateraler der beiden Muskeln. Im einzelnen weicht er ab durch seine Zerlegung in zwei Teilmuskeln (vgl. zuerst die Beschreibung des folgenden Nr. 123).

Der äußere, anfangs im Querschnitt etwas größere Teilmuskel *4a* entspringt lateral dicht neben *Ivlm5b* als äußerster Teilmuskel, vereinigt sich sodann medialseitig mit dem inneren Teilmuskel anscheinend unter Faseraustausch, zumal er in der hinteren Strecke im Querschnitt kleiner erscheint. Er setzt medial und unterhalb neben dem inneren Teilmuskel an.

Der innere, anfangs sehr schwache Teilmuskel *4b* ent-

springt vorn medial vom vorigen Teilmuskel, unterhalb des folgenden *Ivlm5b*-Teilmuskels, zwischen diesem und dem Hauptmuskel *5a*, mit dessen lateralem Ende er, stellenweise untrennbar, eine gemeinschaftliche Masse darstellt. Anfangs vom lateralen Teil des *Ivlm4* durch den *Ivlm5a* getrennt, tritt er alsbald mit ihm zusammen und erscheint — nach mutmaßlichem Faseraustausch — im hinteren Querschnitt stärker als dieser.

123) (1905: 106) Musculus prosterni quintus *a* + *b*, *Ivlm5a* + *b*, intersegmentaler lateraler ventraler Längsmuskel (vgl. Bd. C, Taf, XXI, Fig. 12—16).

Auch dieser Muskel entspricht im allgemeinen dem imaginalen Befunde.

Er weicht ab durch seine Zerlegung in zwei Teilbündel, ein oberes *5b* und ein unteres *5a*, ferner durch seinen hinteren Ansatz lateral, nicht medial oberhalb des *Ivlm3* (121). Es stimmt in beiden Fällen überein, daß das — allerdings größere — ventrale Teilbündel sich vorn mit beiden Teilen von *Ivlm4* (122) vereinigt. Beide Teilbündel verlaufen völlig getrennt voneinander, zumal vorn, wo noch der innere Teilmuskel des vorigen *Ivlm4* hinzutritt.

Der untere, sehr kräftige Teilmuskel *5a* beginnt vorn mit langgestreckter, distal stark verschmälerter Ansatzlinie. Er trennt mit dieser verschmälerten Partie die beiden Teilmuskeln des vorigen *Ivlm4* und verbindet sich besonders eng — unter Faseraustausch? — mit dem inneren. Im weiteren Verlaufe nach hinten wird er alsbald eine kompakte, quer-ovale, hinten mehr oder minder zweiteilige Masse.

Der obere, mindestens um drei Viertel schwächere Teilmuskel *Ivlm5b* entspringt lateral vom unteren und verläuft allmählich schräg nach hinten etwas an die mediale Seite des vorigen — wobei er sich von allen Muskeln getrennt hält.

Die *Ivlm4*- und *Ivlm5*-Längsmuskulatur.

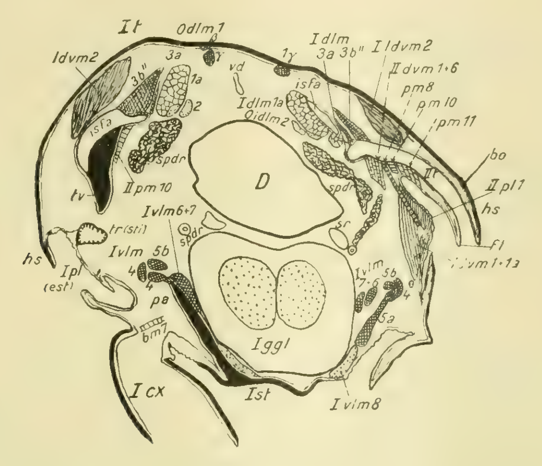
Diese in der einzelnen Ausgestaltung etwas veränderlichen Verhältnisse wurden als Gegenstück der tergalen Längsmuskeldifferenzierung im Prothorax und in der Halshaut ausführlich dargestellt. Die beiden, in ihren Teilfasern durcheinander geflochtenen Muskeln zusammengenommen sind die kräftigsten ventralen Längsmuskeln überhaupt, und werden darin nur noch von der eben genannten dorsalen Längsmuskulatur übertroffen. Sie erscheinen im Stadium 1 also auch stärker ausgebildet als in der Imago.

124) (1905: 107) Musculus prosterni sextus, *Ivlm6*, inter-

segmentaler lateraler ventraler Längsmuskel (vgl. Bd. C, Taf. XXI f., Fig. 13—16, 23).

Der kräftige, quer-ovale Muskel gleicht dem in der Imago beschriebenen. Infolge der Zweiteilung des *Ivlm5* entspringt er zwar (vgl. 1905) über dem *Ivlm5a*, aber medial entfernt neben *Ivlm5b*. Er ist etwa so kräftig wie der *Ivlm3* (121), wenig stärker als *Ivlm1* (119). Er steht an Stärke dem *Ivlm2a* + *b* (120) etwas nach. In der Imago ist er ziemlich relativ gleich kräftig.

125) (1905: 108) Musculus prosterni septimus, *Ivlm7*, segmentaler lateraler ventraler Längsmuskel (vgl. Bd. C, Taf. XXI, Fig. 13).



Textfig. 37.

Hinterer Bezirk des Prothorax mit tergalem Intersegmentalbezirk zum Mesothorax im späten Übergangszustande des Stadium 1. (50. Schnitt kombiniert mit dem 49. der Serie Nr. 7, vgl. die Erläuterungen Bd. C auf S. 606 ff. u. 611.) Die Figur entspricht mit der folgenden 38 durchaus einer Kombination der Textfig. 34—36 für den tergalen Intersegmentalbezirk zwischen Mesothorax und Metathorax und knüpft vergleichsweise dort an. Besonders fällt hier die Größe der mesotergalen Flügelduplikatur *fl* auf. Der Ursprung des vergänglichen ventralen Längsmuskels der Embryonalkinematik *Ivlm8* (126) vgl. Bd. C, Tafel XXII f., Fig. 15—20, reicht bis an die Basis der Gabelapophyse. Die dorsalen Längsmuskeln des Prothorax enden in einem höheren, intersegmentalen Niveau als die Dorsoventralmuskeln an der tiefer gelegenen mesotergalen Platte. Über die ventralen Längsmuskeln *Ivlm5a* + *b* (123), vgl. S. 464. Das Verhalten des dorsalen Längsmuskels *Idlm1a* (127) im Vergleich mit der Imago kann durch einen Vergleich mit der Textfig. 4*a*, 1905, S. 421, beurteilt werden.

Er gleicht dem imaginalen Muskel. Etwa ebenso kräftig wie der vorige *Ivlm6*, entspringt er medial dicht neben ihm. In der Imago ist er anscheinend ein wenig kräftiger ausgebildet.

126) Musculus prosterni octavus embryonalis, *Ivlm8*, segmentaler lateraler ventraler Längsmuskel (vgl. Bd. C, Textfig. 37, Taf. XXII, Fig. 15—20).

Der Muskel ist in der Imago nicht vorhanden.

Der dicke, kompakte Muskel entspringt breit an der Wurzel und an der Unterfläche der unpaaren Proapophyse *ua*, ferner an dem daran anschließenden Hinterrande der epimeralen Sternalplatte des Prosternum »*est*« (des Sternellum, 1904, S. 297, Textfig. 4, S. 295). Er reicht dabei bis nahe an die Wurzel der Gabelproapophyse *pa*. Er verläuft parallelfaserig lateral nach hinten, wo er in der ganzen vorderen Fläche des mesosternalen Coxosternum (vgl. 1905, Fig. 3, S. 405) unterhalb der sternalpleuralen Muskeln *IIpm5d + e* (100) ansetzt.

Er ist einer der kräftigsten Längsmuskeln überhaupt, übertrifft an Stärke die Längsmuskeln *IIvlm3* (80), die *IIvlm2a + b* (79, 120), steht aber dem Muskelkomplex *Ivlm4* und *Ivlm5* (122, 123) zusammengenommen nach. Als Einzelmuskel jedoch dürfte er von allen ventralen Längsmuskeln und sternalen Muskeln neben *Ibm7* (154) der kräftigste sein. Über seine funktionelle Bedeutung vgl. S. 643.

Es bleibt die Frage offen, ob er schon innerhalb des ersten Stadiums zu grunde geht, oder ob er einer allmählichen nachembryonalen Rückbildung anheim fällt; ersteres ist das wahrscheinliche.

Die dorsale Längsmuskulatur.

127) (1905: 109) Musculus pronoti primus a, (nicht »segmentalis«), *Idlm1a*, intersegmentaler medianpaariger dorsaler Längsmuskel (vgl. Bd. C, Taf. XIX, Fig. 2—5).

Der Muskel weicht im einzelnen vom imaginalen erheblich ab durch seine äußerst kräftige Ausbildung und massige Entwicklung:

Während er in der Imago von allen dorsalen Längsmuskeln wohl am geringsten entwickelt ist, übertrifft er im Stadium 1 neben den Längsmuskeln *Odlm1a* (163) und *IIdlm2* (83) und *Odlm5* (166) sämtliche dorsalen und ventralen Längsmuskeln an Mächtigkeit.

Er erweist sich hier als der typische intersegmentale Längsmuskel, indem er beiderseits unmittelbar gegenüber den entsprechenden Muskeln des Mesothorax und der Halshaut am Mesonotum, bzw. an der vorderen Intersegmentalfalte ansetzt. Im einzelnen verhält sich der Muskel folgendermaßen:

Im Übergangszustand des Stadium 1 entspringt er vorn an den nach hinten gerichteten Zipfeln der zwischen Pronotum und der Nackenregion tief einwärts gefalteten Intersegmentalhaut — in seiner Lage zwischen dem *Idlm3* einerseits und den vorn medial, d. h. unter ihm verlaufenden doppelt intersegmentalen *dlm1* und *2* (163, 164) anderseits. Er verläuft als mächtige, etwas zweiteilige, nur wenig geringer als *Odlm1a* (162) entwickelte Muskelmasse nach hinten.

Sein unregelmäßig elliptisches Querschnittbild zeigt die medianseitig-dorsale — stellenweise als gesonderten Teilmuskel schräg gegen die übrige Masse abgesetzte — Hälfte dicker entwickelt, als die lateral-ventrale, mehr breite und plattere Partie, trotzdem an letztere medialseitig der obere Teilmuskel des *Odlm2* (164) — den Muskel zu einem regelmäßig quer-elliptischen ergänzend — herantritt, um sich hinten mit der medial-dorsalen Hälfte zu vereinigen. Er setzt an der zum Mesonotum führenden Intersegmentalfalte dicht vor dem Mesonotum, seitlich der hier noch nicht soweit wie in der Imago entwickelten Präsegmentallamelle an — gemeinsam mit den Längsmuskeln *Odlm2* (164) und dem am meisten medianwärts reichenden *Idlm3a* (128). Es geschieht in der Art, daß in der gemeinsamen Ansatzmasse die Einzelanteile der Muskeln gut unterscheidbar sind. Zwischen den beiderseitigen Ansatzstellen des linken und rechten Muskels bleibt ein Medianbezirk des dorsalen Raumes — von der Breite etwa des *Idlm1a* — muskelfrei.

Die Textfig. 37—40 sollen seinen Verlauf im Vergleiche mit dem imaginalen Muskel (1905, Textfig. 4, S. 421) veranschaulichen. Eine Rückbildung der Fasermasse ist im untersuchten Übergangsstadium noch nicht sicher erkennbar (vgl. auch Nr. 128). Sie wird deutlicher im

Normalzustand des Stadium 1: Es ist eine Abnahme der Massenentwicklung in dem breiten und platten, hinten im ganzen schwächeren Muskel eingetreten. Zugleich beginnen Kerne und Plasma der zahlreichen Muskelfasern zu degenerieren; ihr Querschnitt wird kleiner, sie schrumpfen. Die Fasern trennen sich voneinander, der ehemals kompakte Muskel wird locker und zerfällt. Dadurch tritt der Muskel histologisch in scharfen Gegensatz zu den drei sehr mächtig entwickelten Fasern des *Idlm3a* (128), auch zum *Odlm2*, wenn auch, besonders vorn weniger deutlich. Die Dissociation der Muskelfasern führt bis zu der schon 1905, vgl. Textfig. 4, S. 421, angedeuteten Zerteilung des Muskels.

Die Funktion des Muskels ist im Übergangszustande des Stadium 1 augenscheinlich eine sehr bedeutende; denn sie bezieht sich im Antagonismus zum *Odlm1a* (162) auf eine energische, konzentrierte Wirkung der dorsalen, intersegmentalen Kräfte, welche bei dem Schlüpfen des Embryo aus dem Ei und besonders bei der schwierigen ersten Häutung, der Embryonalhäutung, in Betracht kommen. Zudem erhält in diesem Übergangszustande der Halshautbezirk seine Normallage auch zum Prothorax. Nach der endgültigen Ausgestaltung und Erhärtung der fortab relativ starren, bei weiteren Häutungen

in ihren Lagebeziehungen weniger gefährdeten Chitinbezirke tritt die Notwendigkeit eines möglichst freien Spielraumes zwischen den rotatorisch zueinander bewegten Bezirken, der Halshaut bzw. dem Prothorax hervor; dem würde die kurze intersegmentale Längsmuskulatur hinderlich sein. So geht der durch die bereits vorhandene, freien Spielraum gewährende lang-intersegmentale und doppelt-intersegmentale Muskulatur *Oidlm1* und *2* (163, 164) besser vertretene *Idlm1a* zurück. Er beschränkt sich durch Funktionswechsel als schwacher Muskel auf die Regulierung des Bestandes der Intersegmentalfalte, da er im Vergleich mit andern (z. B. mit dem *Odlm1a*) hierzu gerade am geeignetsten ist.

128) (1905: 110) Musculus pronoti tertius, pars a, Teilmuskel *Idlm3a*, intersegmentaler lateraler dorsaler Längsmuskel (vgl. Bd. C, Taf. XIX, Fig. 1—6, Fig. 24).

Der allgemeine Befund entspricht dem imaginalen. Im einzelnen ergeben sich Abweichungen nach Lage, Gestalt und Größe.

Im Übergangszustand des Stadium 1.

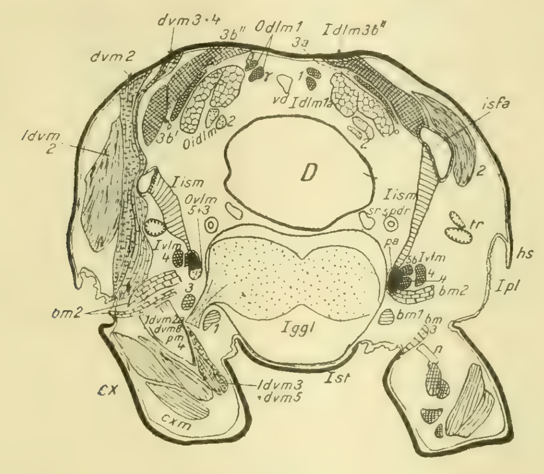
Der in der Imago stärker entwickelte Muskel entspringt — als im Querschnitt der Ursprungsstelle unregelmäßig in der Richtung von vorn nach hinten etwas verlängerte elliptische Fasermasse — über dem *Idlm1a* (127), entfernt vom Vorderrande des Pronotum in dessen vorderer Hälfte, etwa im Bereich des zweiten Fünftels, derart, daß im Querschnitte durch das Tier noch die weit nach hinten reichende vordere Intersegmentalfalte getroffen ist. Er reicht dabei kaum nennenswert weiter nach vorn, als der lateral gelegene folgende *Idlm3b* (vgl. S. 552). Die Ursprungsstelle liegt beträchtlich entfernt von der Medianlinie, der Ansatzstelle des gegenüberliegenden symmetrischen Muskels, bei weitem nicht so sehr genähert wie in der Imago, so daß ein breiter Medianstreifen muskelfrei bleibt (vgl. Fig. 1).

Er verläuft sodann seitlich nach hinten, wobei er immer platter wird, tritt als dünne, breite Muskellage an die Außenseite des vorigen *Idlm1a* dicht heran, um mit ihm gemeinsam in der Intersegmentalhaut anzusetzen. Die Fasern verlaufen innerhalb des Muskels derart, daß der Muskel vorn — medial, d. h. oben am dicksten ist.

Vergleichung und Deutung.

Der Muskel ist in der Imago erheblich kräftiger. Im Gegensatz zu der Imago entspringt er im Stadium 1 nicht so platt, weiter entfernt vom Vorderrande und von der Medianlinie, entfernt auch vom folgenden *Idlm3b*. Er verläuft in ähnlicher Weise, setzt aber in der

Imago entfernt von *Idlm1a* und den übrigen dorsalen Längsmuskeln gemeinsam mit dem *Idlm3b* an, mit konzentrierteren Fasern, d. h. nicht so platt wie im Stadium 1. Seine vordere Ansatzfläche rückt also nachembryonal allmählich, unter Abplattung des vorderen Teiles und unter Verstärkung des Muskels, nach vorn und medianwärts, sodaß der folgende Muskel lateral neben ihn bzw. hinter ihn zu liegen kommt. Der Vergleich mit dem mesothoracalen *IIdlm3* (84) im Stadium 1 zeigt folgendes: Während der imaginale, prothoracale *Idlm3a* dem mesothoracalen nach Form und Lage unähnlich ist, gleicht er



Textfig. 38.

Hinterer Grenzbezirk des Prothorax im späten Übergangszustande des Stadium 1. (46. Schnitt der Serie Nr. 7, vgl. Erläuterungen Bd. C auf S. 606ff. u. 611.) Der intersegmentale Dorsoventralmuskel *Iism* des Prothorax bezeichnet die vordere Grenze des mesothoracalen Raumes. Die Intersegmentalfalte *isfa* ist beiderseits durch die dorsale Längsmuskulatur in Zipfeln nach vorn vorgezogen. Zur Beurteilung des verschiedenen Verhaltens des hier mächtig entwickelten dorsalen Längsmuskels *Idlm1a* (127) der Embryonalkinematik gegenüber der Imago, vgl. 1905, Textfig. *4b* u. *c*, S. 421.

hierin ganz außerordentlich dem Teilmuskel *IIdlm3a* (84) im Stadium 1. (Vgl. Bd. C, Textfig. 34—36, S. 721 mit 37ff.; Taf. XIX, Fig. 1 u. 2 mit 5.)

Er unterscheidet sich dadurch von ihm, daß er am Pronotum weniger platt, viel weiter vorn, medial von der Dorsoventralmuskulatur und etwas mehr der Medianlinie genähert entspringt, während sich seine hintere Ansatzstelle in beiden Fällen zwischen den beiderseits benachbarten *II, Idlm3b* bzw. *II, Odlm2* u. *1* — die des prothoracalen aber entfernter vom *dlm3b* — befindet. Auch ist er im Prothorax kräftiger als im Mesothorax. Er zeigt also im larvalen Pronotum des ersten Stadiums ein primäres, vom imaginalen abweichendes, da-

gegen dem larvalen mesothoracalen *IIdlm3a* sehr angenähertes Verhalten.

Normalzustand des Stadium 1.

Schon im weiteren Verlaufe des ersten Stadiums treten Veränderungen ein, wie an einem älteren Zustande dieses Stadiums festgestellt werden konnte. Der Muskel nimmt an Masse zu. Bedeutend stärker als im Übergangszustande, ist er jetzt schon halb so kräftig wie die vereinigten *Idlm1a* und *Odlm2*, von denen der *Idlm1a* an Masse allerdings schon abgenommen hat. Dabei erscheint er ganz hinten zweiteilig, wobei der verlagerte laterale Teil in engere Nachbarschaft zu dem folgenden *Idlm3b* tritt. Die Entfernung der vorderen Ansatzstellen ist etwa die gleiche wie im Übergangszustande. Ein andres, etwas jüngeres Stadium (Nr. 3, Bd. C, S. 609) zeigt die Vorgänge in bereits weiter vorgeschrittenem Zustande; die beiderseitigen Ursprungsstellen des *Idlm3a* stoßen in der Medianlinie, in welcher nach innen ein geringer leistenartiger Vorsprung sich erhebt, beinahe zusammen. Er setzt hinten an wie in der Imago, gemeinschaftlich mit *Idlm3b*, entfernt von *Idlm1a*. Die Massenzunahme geschieht nicht durch Faservermehrung, sondern durch Massenzunahme der einzelnen Fasern. Es sind (links 3) wenige Fibrillenbündel, welche im Normalzustand einen bereits (gegenüber dem Übergangszustand) kräftigen Muskel darstellen.

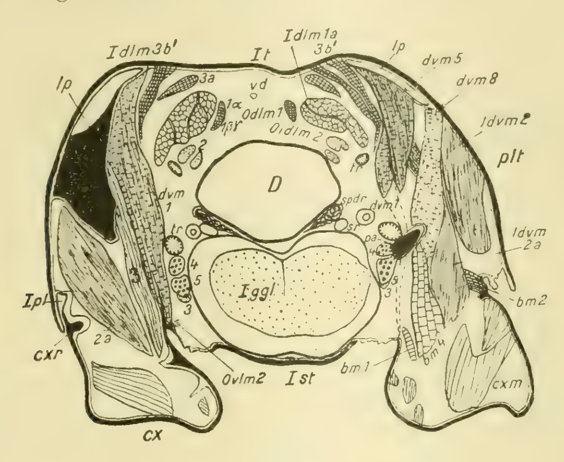
129) (1905: 111) Musculus pronoti tertius, pars *b*, Teilmuskel *Idlm3b*, intersegmentaler lateraler dorsaler Längsmuskel (vgl. Bd. C, Taf. XIX, Fig. 1—7, Fig. 24).

Der Muskel entspricht im allgemeinen den für den imaginalen beschriebenen Tatsachen.

Im Übergangszustande des ersten Stadiums stimmt er mit ihm in Form, Zweiteiligkeit und Stärke überein, weicht jedoch in den Lageverhältnissen etwas ab. Als charakteristischer dritter dorsaler Längsmuskel entspringt er weiter vorn als der vorige, medial neben der Dorsoventralmuskelgruppe. Er zerfällt in zwei Teilbündel:

Das vordere Teilbündel *Idlm3b'* beginnt im seitlichen Pronotum seitlich über dem *Idlm1a*, weit vorn zwischen den intersegmentalen *Oism* und *Oism2* (169, 170), etwas hinter ersterem, und entfernt neben letzteren, medial neben der Pleurallamelle, lateral vom vorigen Muskel *Idlm3a*, nur sehr wenig hinter einer Linie, welche die Vorderenden der beiden *Idlm3a* verbindet. Er entspringt mit einer, in der Richtung von vorn nach hinten sehr verlängerten schmalen Ansatzfläche (außerhalb der mit dem Ansatz der Pleurallamelle *lp* zusammenhängenden

Hypodermisverdickung). Bedeutend stärker als der vorige, verläuft er schräg nach hinten und unten als platter, dicker Muskel an die Intersegmentalfalte zum Mesonotum, wo er mit dem folgenden Teilbündel an dem der Präsegmentallamelle *tv* entsprechenden stark chitinisierten Zipfel gegenüber dem *Iism* (130) ansetzt, ein wenig entfernt neben dem vorigen Muskel *Idlm3a*.



Textfig. 39.

Mittlerer Bezirk des Prothorax im späten Übergangszustande des Stadium 1. (37. Schnitt der Serie Nr. 7, vgl. die Erläuterungen Bd. C, S. 606ff. u. 611.) Die mittlere Lage des Schnittes wird durch den tergalen Ansatz der Pleurallamelle *lp* bezeichnet; um diese drängt sich in einer der Imago ähnlichen Weise (vgl. 1905, Textfig. 6, S. 427) die dorsoventrale Muskulatur. An der Gabelapophyse findet die ventrale Längsmuskulatur der Halshaut Ansatz. Über das Verhalten des dorsalen Längsmuskels *Idlm1a* (127) vgl. bei der Imago 1905 die Textfig. 4*d* auf S. 421. Die morphologische Bedeutung des Halsschildseitenlappens *hs* kann auf dieser Figur nach dem Ursprung dorsoventraler Muskulatur beurteilt werden. Indem an der tergalen Platte des Prothorax mediale und laterale Dorsoventralmuskulatur gemischt — nicht getrennt, etwa durch eine der Flügelduplikatur entsprechende Falte — entspringen, vereinigt der tergale Prothorax eutergalen und pleurotergalen Bezirk der tergalen Region; zudem reicht der seitlich stark verlängerte tergale Seitenrand *hs* noch tief hinab, indem er die Beinwurzel überdeckt. Dieser Unterschied gegenüber den flügeltragenden Segmenten tritt bei einem Vergleich mit den Textfig. 31—33 hervor, vgl. im übrigen die Erläuterungen zur Textfig. 30 (Bd. C, S. 715). Ein Vergleich mit den Verhältnissen der Abdominalsegmente (vgl. besonders Bd. C, S. 667 die Textfig. 12) zeigt in beiden Fällen ähnliches: das tiefe Hinabreichen eines dem eutergalen Bezirke kontinuierlich angeschlossenen pleurotergalen Bezirkes *plt*, dessen Seitenwand im Abdomen aber nicht wie im Prothorax als Duplikatur auftritt, sondern ohne Faltenbildung allmählich in die Flankenhaut übergeht. Der im Abdomen die beiden dorsoventralen Muskelkategorien scheidende *dlm5* fehlt im Prothorax. Vgl. hierzu besonders Tafelfig. 49 mit 46 u. 51, Taf. XXIX und die Verhältnisse in der Halshaut bei Textfig. 43.

Das hintere, — dem *Idlm3a* ähnliche und etwa gleich kräftige — Teilbündel *Idlm3b''* entspringt weit hinten im Pronotum, nur wenig entfernt und medial hinter dem vorigen Teilbündel, lateral hinter dem vorigen Muskel *Idlm3a*, unmittelbar über dem *Idlm1a* (127). Es beginnt mit unregelmäßig elliptischem Querschnitt derart, daß die Ansatz-

fläche — weit hinter der Pleurallamelle — etwa auf der gleichen Linie endet, welche die Hinterenden der Äste β des *Odlm1* (164) verbindet. In seinem weiteren Verlaufe tritt es — dem *Idlm3a* zeitweise dicht angelagert — sehr bald in enge Verbindung mit dem vorderen Teilbündel *Idlm3b*. Beide setzen gemeinschaftlich in langer Ansatzstrecke an der Intersegmentalfalte, an dem der Präsegmentallamelle entsprechenden chitinös verstärkten Bezirke an.

Vergleichung und Deutung.

Verglichen mit dem relativ etwa gleich kräftigen imaginalen Muskel entspringt er im ersten Stadium, in welchem seine Zweiteiligkeit viel deutlicher hervortritt, lateral entfernt vom *Idlm3a* und viel weiter vorn als in der Imago (vgl. Fig. 1905, S. 424 und S. 461 mit Taf. XIX, Fig. 1 und Fig. 38, Bd. C). Der in der Imago so sehr betonte, zu dem vorigen *Idlm3a* gekreuzte Verlauf dieses Muskels ist hier noch nicht so sehr ausgeprägt.

Im Vergleiche mit dem kürzeren, aber ziemlich gleich kräftigen mesothoracalen *IIdlm3b* entspringt er im Stadium 1 gleichwie der *IIdlm3a* viel weiter vorn. Gerade die Vergleichsmöglichkeit mit dem mesothoracalen, im ersten Stadium bereits zweiteiligen *IIdlm3a+b* charakterisiert die beiden prothoracalen Muskeln zur Genüge, auch abgesehen von ihrer Stellung medial hinter und neben der mittleren Dorsoventralmuskulatur.

Ein *dlm4* fehlt demnach im Prothorax, bzw. ist er infolge der mächtigen Entwicklung der epimeralen Dorsoventralmuskulatur in Fortfall gekommen.

Normalzustand des Stadium 1 (Nr. 3, Bd. C, S. 609).

Es sind Veränderungen eingetreten hinsichtlich seines tergalen Ursprungs: Der Muskel entspringt viel näher der Medianlinie als im Übergangszustand (die Entfernung der vordersten Fasern des Muskelpaares beträgt zwölf Teilstriche des Messoculars, gegenüber 32 im Übergangszustand des Stadium 1 und acht Teilstrichen des Muskelpaares *Idlm3a*). Die Ansatzstelle ist hinter dem nach vorn verschobenen *Oism* (169) vorbei lateral hinter den *Idlm3a* (128) gerückt. Dadurch sind die Lagebeziehungen der Muskeln den imaginalen bereits angenähert. Das hinsichtlich des *Idlm3a* zum Vergleich herangezogene wenig jüngere Stadium (Nr. 5) zeigt diese Vorgänge gleichfalls vorgeschritten: Der Muskel beginnt hier mit beiderseitig noch mehr genäherten Ursprungsstellen ziemlich platt, platter als *Idlm3a*, getrennt

aber — ein wenig lateral — dicht hinter dem letzteren (vgl. ferner bei *dlm3a*).

Die Dorsoventralmuskulatur.

(Mittlere mediale innere echte Dorsoventralmuskeln, vgl. 1905, S. 423).

Intersegmentalmuskel.

130) (1905: 112) Musculus dorsoventralis intersegmentalis prothoracis, *Iism*, intersegmentaler Dorsoventralmuskel (vgl. Bd. C, Textfig. 38, Taf. XIXf., Fig. 7—11).

Der kräftige Muskel gleicht dem imaginalen; er ist im ersten Stadium anscheinend relativ etwas kräftiger entwickelt und übertrifft hierin auch den mesothoracalen, vgl. Nr. 86, um ein geringes. Er setzt von allen Muskeln am meisten distal in der Intersegmentalfalte bzw. in deren Präsegmentallamelle an.

Segmentale Muskeln.

(Vgl. hierzu die Bemerkungen auf S. 718, Bd. C.)

Die folgenden medialen Dorsoventralmuskeln sind zugleich mit den lateralen Dorsoventralmuskeln tergal im Vergleich zu den meso- und metathoracalen im Stadium 1 kräftiger entwickelt, während dies in der Imago infolge der massigen Entwicklung der Flügelmuskeln nicht mehr hervortritt. In ihrem Größenverhältnis und in ihrer Anordnung zueinander gleichen sie völlig dem imaginalen Verhalten. Insgesamt sind sie entfernter von der Medianlinie angeordnet, als es in der Imago der Fall ist (vgl. S. 486 unten und 1905, S. 434ff.). Geringe Abweichungen zeigen sich im einzelnen wie folgt:

1. Gruppe des vorderen Dorsoventralmuskels.

131) (1905: 113) Musculus dorsoventralis sextus prothoracis, *Idvm6* (*Idvm1*), segmentaler **vorderer** Dorsoventralmuskel (vgl. Bd. C, Taf. XIXff., Fig. 1—13, 24).

Er entspricht im allgemeinen dem imaginalen Befunde.

Die beiden Teilmuskeln entspringen jedoch entfernt voneinander. Der kräftige, quer-elliptische laterale Teilmuskel ist selbst wieder zweiteilig; er enthält die lange Chitinsehne. Der mediale Teilmuskel ist tergal dem *Idvm3 + 4* (134, 1905: *dvm2*) so eng benachbart, daß er mit ihm fast einheitlich erscheint.

Vergleichung und Deutung: Der Muskel mußte umbenannt werden, da er infolge des charakteristischen Besitzes der langen Chitinsehne dem *dvm6* (54, 89) im Meso- und Metathorax homolog ist.

(Obwohl dieser als primärer Stamm-Muskel charakterisierte Muskel (vgl. Bd. C, S. 743 ff.) eigentlich die Ziffer 1 tragen sollte (entsprechend dem *dvm2*), wurde zumal in Rücksicht auf die Ausführungen 1905 im III. Teil »die Mechanik« doch von dieser Änderung abgesehen. Daß der mediale Teilmuskel dem *II* und *IIIdvm1* (48, 82) entspricht, ist wahrscheinlich (vgl. auch später S. 524).

132) (1905: 115) Musculus dorsoventralis quintus prothoracis, *Idvm5*, vorderer segmentaler Dorsoventralmuskel des Trochanter (vgl. Bd. C, Taf. XIX ff., Fig. 3—16).

Er gleicht dem imaginalen Muskel.

2. Gruppe des hinteren Dorsoventralmuskels.

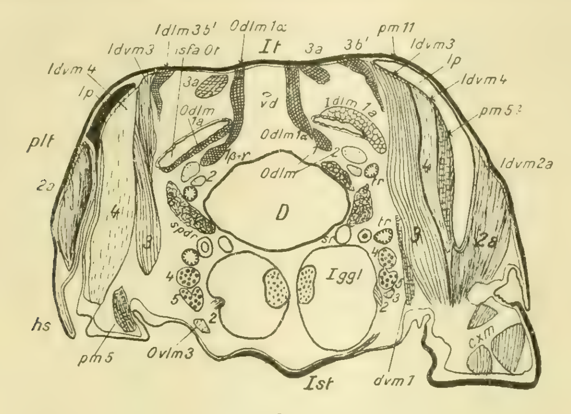
In der Deutung dieser Muskulatur ist auf Grund erneuter Untersuchungen auch in der Imago und infolge der nach Kenntnis des ersten Stadiums bestimmter zu begründenden Erwägungen eine Änderung eingetreten dahin gehend, daß der *Idvm7* (1905: 116) nicht als ein neuer Muskel geführt werden kann, d. h. daß der als *dvm7* gedeutete Muskel dem *dvm2* des Meso- und Metathorax entspricht, und daß der als *Idvm2+3+4* (1905: 114) gedeutete Muskel nunmehr nur noch dem *dvm3+4* im Meso- und Metathorax entspricht. Die 1905 gegebene irrtümliche Deutung stützte sich auf die Tatsache der mehr lateralseitig verschobenen Anheftung des *Idvm2* (1905: *Idvm7*) am Hüftrande, so daß der dem meso- und metathoracalen hinteren Innenrande der Hüfte entsprechende Raum muskelfrei schien. Maßgebend aber für die Charakterisierung eines *dvm2* ist stets die lange Chitinsehne, die der 1905 als *dvm7* beschriebene, jetzt aber als *dvm2* erkannte Muskel besitzt, während der unter Nr. 114 (1905) beschriebene Muskel *dvm2*, jetzt *dvm3+4* keine eigne Chitinsehne enthält; die bei allein makroskopischer Untersuchung der eng benachbarten Muskeln mögliche Verwechslung läßt sich bei mikroskopischer Nachkontrolle leicht als Irrtum erweisen. Demnach muß es heißen: *Idvm2* statt *dvm7*, *Idvm3+4* statt *dvm2*, und in den 1905 gegebenen Abbildungen S. 424, 427, Schema II zu S. 456, S. 461—465: *dvm2+3+4*. Die 1905 gegebene irrtümliche Deutung hatte damals keine weiteren Folgerungen nach sich gezogen. Dagegen kann der mit Sicherheit gedeutete Muskel nunmehr zu weiteren Schlüssen benutzt werden.

133) (1905: 116) Musculus dorsoventralis secundus prothoracis coxae, *Idvm2*, segmentaler **hinterer** Dorsoventralmuskel = M. dorsoventralis septimus proth. *Idvm7* in der Imago (vgl. Bd. C, Taf. XIX ff., Fig. 1—13).

Der wie in der Imago sternal spitz ansetzende Muskel entspricht dem imaginalen Befunde, er ist jedoch in der längeren tergalen Strecke scharf zweiteilig entwickelt.

Entfernt vom *Idvm3+4* (134: 1905 *dvm2*) entspringen die beiden Teilbündel dicht aneinander gelagert derart, daß das mehr als die Hälfte kleinere Teilbündel medial hinter dem vorderen — lateral verdickten — Bündel entspringt.

134) (1905: 114) Musculus dorsoventralis tertius et quartus prothoracis, *Idvm3+4*, segmentaler Dorsoventralmuskel



Textfig. 40.

Vorderer Bezirk des Prothorax im späten Übergangszustande des Stadium 1. (31. Schnitt der Serie Nr. 7, vgl. Erläuterungen Bd. C auf S. 606ff. u. 611.) Vgl. die Erklärung der Textfig. 39. Im tergalen Bezirk treten die nach hinten gerichteten Zipfel der zur Halshaut führenden Intersegmentalfalte *isfa* auf, deren ventrale Grenze das Tergit *Ot* der Halshaut vorstellt. An diesen Zipfeln finden der prothoracale *Idlm 1a* (127) vorderen und der dorsale Längsmuskel der Halshaut *Odlm1a* (162) hinteren Ansatz. Der *Odlm1* (163) gibt den vergänglichen, nur für die Embryonalkinematik bedeutsamen Ast *Odlm1a* (orange) tergalwärts ab. Rechts tritt der innere Hohlraum der Pleuralleiste *lp* auf.

= M. dorsoventralis secundus proth. *Idvm2* oder *Idvm2, 3, 4* in der Imago (vgl. Bd. C, Taf. XIXff., Fig. 1—16).

Nachtrag zu der Imago: Er enthält keinen eignen Chitinfaden, sondern er setzt dem *dvm2* (1905: *dvm7*) sehr eng benachbart, aber mit isoliertem Ansatzbezirk in einer dem meso- und metathoracalen *II* und *IIIdvm3+4* (57, 58; 92, 93) entsprechenden, ähnlichen Weise an.

Im ersten Stadium entspricht er dem imaginalen Befunde. Auch hier völlig einheitlich — tergal schmal und platt, sternal queroval gerundet — ist er im Unterschied von der Imago sowohl an sich relativ etwas schwächer entwickelt, als auch besonders tergal erheblich schwächer als *Idvm2* (1905: *dvm7*).

135) (1905: 117) Musculus dorsoventralis octavus prothoracis trochanteris, *Idvm8*, segmentaler hinterer Dorsoventralmuskel des Trochanter (vgl. Bd. C, Taf. XIXff., Fig. 3—16, 24). Er gleicht dem imaginalen Muskel.

Die Seitenmuskulatur, Pleuralmuskulatur.
(Vgl. 1905, S. 426 und die Vorbemerkungen Bd. C, S. 720.)

Dorsoventrale Seitenmuskeln.
(Seitliche Dorsoventralmuskeln.)

(Vgl. hierzu die zur segmentalen Dorsoventralmuskulatur auf S. 487 gegebenen Vorbemerkungen.) Die Muskeln entspringen sämtlich an der einheitlichen tergalen Platte.

1. Gruppe des vorderen lateralen Dorsoventralmuskels.

136) (1905: 119) Musculus dorsoventralis lateralis tertius prothoracis trochanteris, *Ildvm3*, segmentaler episternaler vorderer dorsoventraler Seitenmuskel des Trochanter = *Ipm4a*, segmentaler episternaler »sternalpleuraler« Seitenmuskel in der Imago (vgl. Bd. C, Taf. XIX ff., Fig. 1—16, 24).

Der Muskel gleicht dem imaginalen.

Die beiden Teilbündel — das vordere platte und das mediale dickere — entspringen untereinander und vom folgenden etwas mehr getrennt, was unwesentlich ist.

137) (1905: 118) Musculus dorsoventralis lateralis quartus coxae, *Ildvm4*, segmentaler episternaler **vorderer** dorsoventraler Seitenmuskel = *Ipm4*, segmentaler episternaler »sternalpleuraler« Seitenmuskel in der Imago (vgl. Fig. wie bei 136).

Er gleicht dem imaginalen Muskel. Das hinter der Pleurallamelle befindliche Teilbündel entspringt sehr entfernt vor dem *Idvm1+6* (131) und ist vom vorderen Teilmuskel fast isoliert. Wie in der Imago ist der Muskelkomplex mit dem vorigen *Ildvm3* zusammengenommen der kräftigste nächst dem folgenden *Ildvm2+2a* (1905: *pm6+6a*).

2. Gruppe des hinteren lateralen Dorsoventralmuskels.

138) (1905: 121) Musculus dorsoventralis lateralis secundus prothoracis coxae, *Ildvm2*, segmentaler epimeraler **hinterer** dorsoventraler Seitenmuskel = *Ipm6*, segmentaler epimeraler »sternalpleuraler« Seitenmuskel in der Imago (vgl. Bd. C, Tafelfig. 2—11).

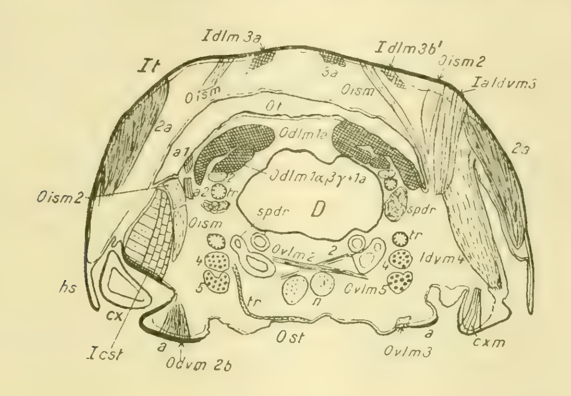
Der Muskel entspricht dem imaginalen Befunde. Unwesentliche Abweichungen zeigt die Form der beiden Teilmuskeln, von denen

der Hauptmuskel im tergalen Querschnitt kurz-oval, der laterale Teilmuskel unregelmäßig zweiteilig ist und sehr entfernt lateral entspringt.

139) (1905: 122) Musculus dorsoventralis lateralis secundus a prothoracis trochanteris, *IIdvm2a*, segmentaler epimeraler hinterer dorsoventraler Seitenmuskel des Trochanter = *Ipm6a*, segmentaler epimeraler »sternalpleuraler« Seitenmuskel in der Imago (vgl. Bd. C, Taf. XIXff., Fig. 1—16, 24, 25).

Der Muskel gleicht dem imaginalen.

Tergal zeigt er eine geringe Neigung zur Zweiteiligkeit. In der Imago ist er etwas mehr medianwärts verschoben, so daß er ganz vor den intersegmentalen Dorsoventralmuskel *Oism2* getreten ist.



Textfig. 41.

Vorderste Grenze des Prothorax und intersegmentaler Bezirk zur Halshaut im späten Übergangszustande des Stadium 1. (25. Schnitt der Serie Nr. 7, vgl. Bd. C, S. 606ff u. 611.) Der Schnitt zeigt den Übergang zur Halshaut, zum Segment der zweiten Maxille. Ventral trifft der coxosternale Vorderrand des Prosternum *cst* (vgl. u. a. auch 1904, Textfig. 2, S. 291 und Textfig. 4, S. 295) mit der hinteren Kehlplatte *a*, d. i. dem seitlich-sternalen Bezirk des Segments der zweiten Maxille, der Kehlhaut *Ost*, zusammen, während dorsal das weit nach vorn übergreifende Pronotum *It*, das weichhäutige Tergit des zweiten Maxillensegmentes, die Nackenhaut *Ot* überdeckt. Der vergängliche *Odlm1a* (162) der Embryonalkinematik (orange) tritt beiderseits auf.

Unterbrochene Seitenmuskeln.

Sternalpleuraler Seitenmuskel.

140) (1905: 120) Musculus lateralis quintus prothoracis, *Ipm5*, segmentaler episternaler vorderer sternalpleuraler Seitenmuskel (vgl. Bd. C, Taf. XXf., Fig. 10—12).

Er entspricht dem imaginalen Befunde, ist aber erheblich schwächer und anscheinend ein wenig kürzer entwickelt als dort.

Tergalpleurale Seitenmuskeln.

141) (1905: 123) Musculus lateralis nonus prothoracis, *Ipm9*, segmentaler epimeraler intratergaler (1905 »tergalpleuraler«) Seitenmuskel.

Dieser Muskel kann durch die Schnittmethode nicht bestimmt nachgewiesen werden, da infolge der an die Pleurallamelle eng angedrängten Lage der Dorsoventralmuskeln und dem wechselnden Verhalten der Muskelfasern innerhalb dieser Muskeln die Selbständigkeit etwa hierher gehöriger Fasern nicht hervortritt. Er bleibt daher für das erste Stadium fraglich.

142) (1905: 124) Musculus lateralis undecimus prothoracis, *Ipm11*, segmentaler intratergaler (1905 »tergalpleuraler«) Seitenmuskel, episternal und epimeral (vgl. Textfig. 40, S. 489).

Er gleicht dem imaginalen Muskel in der Form einer Zwischenmasse zwischen dem oberen Ende der Pleurallamelle und dem Tergit.

143) (1905: 125) Musculus lateralis duodecimus prothoracis, *Ipm12*, segmentaler epimeraler intratergaler (1905 »tergalpleuraler«) Seitenmuskel (vgl. Bd. C, Taf. XIX, Fig. 4—6).

Er gleicht dem imaginalen Muskel.

144) Musculus lateralis quintus-decimus prothoracis, *Ipm15*, segmentaler episternaler tergalpleuraler Seitenmuskel, Befestigungsmuskel für die Basis der Pleurallamelle (vgl. Bd. C, Taf. XX, Fig. 8—10).

Der Muskel entspricht dem imaginalen Befunde; er ist aber viel kräftiger entwickelt.

Im Übergangszustande des Stadium 1 stellt er eine wenig kompakte, aber große Masse zerstreut und zum Teil einzeln verlaufender Fasern dar. Er entspringt an der gewölbten, stark gerundeten Außenseite des unteren Endes der Pleurallamelle in der Höhe etwa des Beginnes des *Ipm5* (140) und des Ansatzes des *Odlm5b* (167) an der Pleurallamelle. Von hier aus verlaufen die Fasern auseinander strahlend nach vorn, lateral und nach hinten derart, daß man zwei Hauptgruppen unterscheiden kann: Eine vordere neben dem hinteren Ende des *Odlm5b* (167) etwas parallelfaserige Gruppe setzt nach kurzem Verlauf an der stark chitinisierten Lamelle des vorn (vgl. Fig. 9) eingebogenen Pronotum an (1904, S. 293 und Textfig. 4 bei 4 unter der mit 7 bezeichneten Stelle). Eine hintere Gruppe tritt auseinander an den seitlich tief herabreichenden Seitenlappen des Halsschildes. Der Muskel verläuft

dicht unterhalb, d. h. vor dem an der Pleurallamelle außenseitig sich vorbei drängenden *Ildvm2a* (139, 1905 *pm6a*).

Nachtrag zu der Imago: Der Muskel ist hier äußerst schwach entwickelt, sodaß er bei makroskopischer Präparation nicht sichtbar ist. Die mikrospische Untersuchung zeigt nur wenige als Muskelfasern kaum charakterisierbare feine Stränge, welche von wenigen Stellen des Rahmens bei 4 (1905) an die Pleurallamelle hinziehen. Dabei ist die Hypodermis eigentümlich umgewandelt in einer Weise, welche ihrem Verhalten bei dem Ansatze normaler Muskeln ähnlich ist. Indem nämlich die Basalmembran gegen das Körperinnere zu mehr oder minder spitz vorspringt und indem die sehr verlängerten fadenförmigen Hypodermiszellen — unter Verdickung der Hypodermis — dementsprechend mehr oder weniger stark gegen diese Vorwölbung oder diesen Zipfel der Hypodermis konvergierend zusammentreten, setzen sie sich unter stellenweiser Auslöschung der Basalmembran in jene feinen muskulösen Stränge fort. Besonders innig ist die Verfestigung der Pleurallamelle noch durch die Reste der vorderen Gruppe.

Die Muskelfasergruppe kann in sofern als tergalpleurale gelten, als sie die anscheinend pleurale (vgl. den Ursprung des *pm5*) Region mit dem Tergit verbindet. Denn die dem lateralen Blatt der Pleurallamelle entsprechende Chitinhaut stellt einen unterhalb des tergalen Seitenrandes gelegenen — morphologisch epimeralen, d. h. hinter der Pleurallamelle befindlichen, aber nach vorn vorgetretenen — Bezirk der thoracalen Seitenwand vor, dessen Lage durch das Vortreten einer Duplikatur nach vorn gegeben ist.

145) Musculus lateralis sextus-decimus prothoracis, *Iltm16*, segmentaler epimeraler Seitenmuskel, Lateralmuskel (vgl. Bd. C, Taf. XXf., Fig. 11—13).

Der Muskel entspricht dem Befunde in der Imago, ist aber im ersten Stadium relativ kräftiger entwickelt.

Dieser äußerst feine, dünne, aus mehreren feinen Fibrillen bestehende, vielkernige Muskel entspringt tief — unterhalb der Höhe des Stigma — in der vor der Region des imaginalen Stigmendeckels *std* (vgl. 1904, Fig. 4, S. 295) gelegenen Intersegmentalfalte, welche zwischen dem Bezirk der epimeralen Sternalplatte *est* und der gering entwickelten, feinhäutigen epimeralen Region nach innen tief einspringt. Er verläuft schräg nach vorn tergalwärts, dicht hinter dem hinteren Dorsoventralmuskel *Idvm 2, 3, 4* (133, 134), und setzt an am oberen Ende der feinhäutigen epimeralen Seitenwand dort, wo dieselbe in die feinhäutige untere Lamelle der Duplikatur des Hals-

schildseitenlappens umbiegt, und zwar etwa in der Hälfte der zwischen der Intersegmentalfalte und dem lateralen Dorsoventralmuskel *Ildm2* (138) befindlichen Strecke.

Der Muskel ist der schwächste im Prothorax überhaupt, da er den beiden folgenden noch nachsteht.

Nachtrag zu der Imago: Der Muskel ist derart rückgebildet, daß er bei makroskopischer Untersuchung nicht darstellbar ist und auf Serienschnitten erst bei Anwendung starker Vergrößerungen (etwa 400) verfolgt werden kann. Er ist ein sehr dünner, fein fibrillärer Strang, von einem einem Muskel sehr unähnlichen Aussehen; seine Kontraktilität kann vielleicht in Zweifel gezogen werden. Über seine Funktion läßt sich nichts Sicheres angeben. Vielleicht ist er ein Hilfsmuskel bei der Atmung. Die Tatsache jedoch, daß er sich in der Imago gegenüber dem Stadium 1 sehr rudimentär verhält, weist auf seine im larvalen Stadium vielleicht beim Schlüpfen des Tieres aus dem Ei und für die endgültige Formgebung des jungen Stadiums besondere und vorwiegende Bedeutung hin; diese Dinge lassen sich endgültig vielleicht erst nach Kenntnis des Embryonalstadiums und der späteren Stadien entscheiden.

146) Musculus lateralis septimus-decimus prothoracis, *Ipm17*, segmentaler episternaler tergalpleuraler Seitenmuskel (vgl. Bd. C, Taf. XIXf, Fig. 3—8).

Der Muskel entspricht dem imaginalen Befunde, ist aber im Stadium 1 viel kräftiger entwickelt.

Im Übergangszustande des Stadium 1: Er entspringt als dünner, strangförmiger Muskel dicht an der Vorderkante der Pleurallamelle am Tergit, verläuft, indem er die vordere Kante in geringer Entfernung vor ihr begleitet, nach unten und setzt am medialen Rande der einspringenden Vorderrandslamelle des Halsschildes (vgl. 1904, S. 293 und Fig. 4, Nr. 4) dort an, wo sie in die weiche Halshaut umbiegt. Die Ansatzstelle befindet sich an dieser Lamelle innerhalb des prothoracalen Innenraumes gegenüber dem Ansatze des lateralen Teilbündels *Odlm5a* (166) in der Ansatzhöhe des *Ipm15* (144) derart, daß er zwischen diesen Muskeln und dem medialen, an die Pleurallamelle ansetzenden Teile *a* des dorsalen Längsmuskels *Odlm5a + b* (166) tritt. Er übertrifft den Darmmuskel *Iim* (157) ein wenig an Stärke.

Die tergale Ursprungsstelle ist insofern nicht ganz sicher bestimmbar, als die Frage, ob er an der tergalen Fläche selbst oder an der unteren Fläche des etwas umgebogenen und verbreiterten oberen

Endes der Pleurallamelle ansetzt, auf Schnitten sich nicht leicht entscheiden läßt, besonders nicht auf Frontalschnitten, auf denen allein der quer getroffene Muskel mit Sicherheit zu verfolgen ist. Da er in seiner tergalen Endstrecke an eine nachweisbar der Pleurallamelle angehörigen Stelle der Hypodermis dicht heran tritt und sich anscheinend hier schon verbindet, ist es annehmbar, daß er vom oberen Ende der Pleurallamelle ausgeht und nicht vom eigentlichen Tergit selbst. Immerhin möge er seiner allgemeinen Lage nach und bei der Unsicherheit der Bestimmung des tergalen Ansatzes, ferner in Anbetracht von Verschiebungsmöglichkeiten (vgl. z. B. die Fasern des Dorsoventralmuskels *IIdvm4* usw.) als tergalpleuraler Muskel geführt werden, zumal das obere Ende der Pleuralleiste als morphologisch tergal gelten muß (vgl. die intratergalen *pm9—13*-Muskeln im Meso- und Metathorax Bd. C, S. 806ff.). Ein Vergleich mit dem *II* und *III pm8* (102, 66) dürfte in morphologischer Hinsicht noch am ehesten gerechtfertigt sein; doch ist hierauf kein ernstlicher Wert zu legen.

Über sein auffallendes, in den verschiedenen Strecken ungleiches Verhalten hier nur einige Andeutungen: Er besteht aus vielen, sehr feinen Fibrillen mit kleinen, stellenweise sehr reichlichen Kernen, die an seinem basalen Ende zum Teil größer sein können, als in der übrigen Strecke.

Nachtrag zu der Imago: Der Muskel erscheint in der Imago als ein so äußerst feiner Strang, daß er selbst bei mikroskopischer Untersuchung nicht auffällt. Er zeigt dabei ein sehr verändertes, sehr eigentümliches, einen Muskel sehr unähnliches Verhalten.

Über die Funktion des Muskels läßt sich wenig Sicheres sagen. Vielleicht ist er ein Antagonist zum lateralen Teil des dorsalen Längsmuskels *Odlm5a+b* (166), der in der Imago ja fehlt; er mag, wenn der Embryo aus dem Ei schlüpft, eine besondere Bedeutung haben, da zu dieser Zeit die Chitinteile des jungen Tieres noch nicht erhärtet sind, und da die Intersegmentalfalte, bevor sie ihre endgültige Form und Lage bekommt, durch die Vorgänge der intersegmentalen Bewegungserscheinungen, zumal bei der etwa gleichzeitigen ersten Häutung gewissermaßen gefährdet ist. Jedenfalls vermag er den an das obere Ende der Pleurallamelle angeschlossenen Teil des Tergits dem sternalen Bezirk medianwärts zu nähern. Unter der Vermutung, daß seine sternale Endstelle, welche durch die Basalmuskulatur *Ipm15* (144) besonders gesichert erscheint, das punctum fixum bildet, ist es annehmbar, daß er speziell bei der erwähnten Konzentration des Tergits medianwärts im Übergangszustande des Stadium 1 beteiligt ist. Wir kommen auf

diese Frage, die sich vielleicht durch den Befund an einem noch im Ei befindlichen älteren Embryo klären läßt, in größerem Zusammenhange zurück (vgl. S. 645ff.).

Die Stigmenmuskulatur.

147) (1905: 126) Musculus lateralis stigmaticus prothoracis, *Istm1*, segmentaler epimeraler Seitenmuskel als Stigmenmuskel (vgl. Bd. C, Taf. XXI, Fig. 12 u. 13).

Der Muskel entspricht dem Befunde in der Imago. Die dort gegebene Beschreibung sei für das Stadium 1 und damit auch für die Imago noch ergänzt:

Der Muskel tritt nicht unmittelbar zum Stigma in Beziehung, sondern er verläuft unterhalb der zum Stigma gehenden Tracheen und setzt vorn und unten an der zum epimeralen Bezirk überführenden weichen Falte an, gegenüber und etwas unterhalb des unteren Ursprungs des Lateralmuskels *Iltm16* (145). Dadurch, daß er den Grund der Falte, in welcher das Stigma sich befindet, und dadurch mittelbar die Tracheen zusammenschnürt, ist er ein Stigmenschließer. Er unterscheidet sich demnach von dem abdominalen *stim* (16, 32, 43) und entspricht dem mesothoracalen *IIstm1a* (108), der aber — eine unwesentliche Verschiedenheit — in andrer Richtung, d. h. von unten hinten nach oben vorn verschoben, verläuft.

148) Musculus lateralis stigmaticus prothoracis, *Istm2*, segmentaler epimeraler Seitenmuskel als Stigmenmuskel (vgl. Taf. XXI, Fig. 12 u. 13, Bd. C).

Der Muskel gleicht dem imaginalen Befunde.

Er entspringt innerhalb der regional der epimeralen Sternalplatte (1904, S. 297) angehörigen Duplikatur vor der dem imaginalen Stigmendeckel entsprechenden Stelle. Er beginnt in der vorderen Wand dieser Falte unweit der zur weichen epimeralen Haut überführenden und einspringenden Intersegmentalfalte, lateral oberhalb des unteren Ansatzes des *Istm1* und des *Iltm16* (145). Er verläuft als an sich schwacher, aber relativ kräftiger, kurzer Muskel nach unten an die vordere Platte des Peritrema, an welchem er ansetzt.

Seiner Funktion nach ist er daher ein Stigmenöffner und, indem er den vorderen Teil des Peritrema nach vorn zieht, ein Antagonist des vorigen.

Vergleichung und Deutung: Infolge seines Ursprungs in der thoracalen Seitenwand entspricht er nicht dem abdominalen *stim* (16, 32, 43), auch kann er nicht völlig mit dem mesothoracalen *IIstm1b*

(108) homologisiert werden, obwohl er ihm nach Form, Größe und Funktion gleicht; denn er beginnt unten vor, nicht hinter dem Stigma und entspringt nicht gemeinsam mit dem hinteren, d. h. oberen Ende des vorigen *Istm1*, sondern nahe dessen unterem, vorderem Ende.

Nachtrag zu der Imago: Der Muskel wurde infolge seiner Kleinheit bei der makroskopischen Untersuchung und infolge seiner Nachbarschaft von dem vorigen *Istm1* übersehen. Die mikroskopische Untersuchung zeigt, daß er am Peritrema an einem kurzen Chitinvorsprunge — einer Art Chitinsehne — ansetzt.

Andre tergalpleurale Muskelfasern als

149) Musculus lateralis pronoti intralobalis »Muskelfasern des basalen Halsschildseitenlappens« *bsm18* (vgl. Bd. C, Taf. XXVIII, Schema II u. Bd. CI, Taf. XXVIf, Schema IV u. VI).

Diese Muskelfasern ziehen von der oberen Lamelle der Duplikatur des Halsschildseitenlappens zur gegenüberliegenden unteren Lamelle und zwar dorthin, wo dieselbe in die weiche Pleuralhaut umbiegt. Diese kurzen Muskelfasern verbinden und befestigen demnach die beiden Lamellen des Halsschildseitenlappens miteinander an der Basis desselben. Sie treten zerstreut in der ganzen Längenausdehnung des Halsschildseitenlappens auf und lassen sich vorn prinzipiell nicht unterscheiden von den unter *Ipm15* (144) beschriebenen Fasern, deren Verhalten sie gleichen. Sie treten auf Schnitten besonders deutlich in der Imago hervor, sind aber ziemlich sicher auch im ersten Stadium vorhanden, wo eine muskelähnlich gefärbte Zwischenmasse zwischen den beiden Lamellen auftritt. Der Vergleich dieses Befundes mit jenem innerhalb der intratergalen Seitenduplikatur des Meso- und Metathorax ist von besonderem Interesse: In letzteren beiden Segmenten sind nämlich die beiden Lamellen der Flügelduplikatur durch bestimmt umgrenzt auftretende Muskeln miteinander verbunden, außerdem aber auch durch die feste Chitinisierung der in ihren Lagebeziehungen zu einander stabilen tergalen und pleuralen Bezirke gesichert. Die Gefahr der Störung solcher Lagebeziehungen bzw. der Falte durch die nachembryonalen Häutungen ist also relativ gering. Die Stabilität jedoch des weichen Faltenüberganges an der unteren weichen Lamelle des Halsschildseitenlappens in die weiche thoracale Seitenhaut scheint nicht ohne weiteres gegeben. Sie bedarf, zur Vermeidung der Gefahr, bei den Häutungen in Unordnung zu geraten, einer besonders reichlichen, wenn auch nicht besonders kräftigen Verfestigung, welche durch das diffuse Auftreten dieser Muskeln gewähr-

leistet scheint. Es kann in dieser gleichmäßigen Muskelversorgung eine Vorstufe für Verhältnisse erblickt werden, die, in besonderer Ausgestaltung kinematisch verstärkt und morphologisch bestimmt angeordnet, im Meso- und Metathorax wiederkehren in der Anheftungsart der Pleurallamelle am Tergit bzw. im Ursprungsbereich der Flügelduplikatur, ferner ein Hinweis auf die Möglichkeit des spontanen Auftretens von Muskulatur überhaupt je nach Bedarf.

Die sternale Muskulatur (vgl. 1905, S. 429).

150) (1905: 127) Musculus sternalis pedalis primus prothoracis, *Ibm1*, segmentaler sternaler Beinmuskel (vgl. Bd. C, Taf. XXIf, Fig. 14—16 u. Fig 24).

Der Muskel entspricht dem imaginalen Befunde. Er entspringt jedoch unterhalb der ventralen Längsmuskulatur *Ivlm* medianwärts verschoben, gegenüber nur einem Teil des *Ivlm5* (123).

151) (1905: 128) Musculus sternalis pedalis secundus prothoracis, *Ibm2*, segmentaler sternaler Beinmuskel (vgl. Bd. C, Taf. XXI, Fig. 12, 13; Fig. 24).

Er gleicht dem imaginalen Muskel.

152) (1905: 129) Musculus sternalis pedalis tertius prothoracis, *Ibm3*, segmentaler sternaler Beinmuskel (vgl. Bd. C, Taf. XXI, Fig. 12—14).

Der gleichfalls schwache, quer-ovale, im Ansatz platte Muskel entspricht im übrigen dem imaginalen Befunde.

153) (1905: 130) Musculus sternalis pedalis trochanteris quartus prothoracis, *Ibm4*, segmentaler sternaler Beinmuskel des Trochanter (vgl. Bd. C, Taf. XXf, Fig. 10—16; Fig. 24).

Er gleicht dem imaginalen Muskel.

154) (1905: 131) Musculus sternalis pedalis septimus prothoracis, *Ibm7*, segmentaler sternaler Beinmuskel (vgl. Bd. C, Taf. XXI, Fig. 14).

Der dem *Ibm3* (152) an Stärke etwa gleichkommende Muskel gleicht dem imaginalen.

155) (1905: 132) Musculus sternalis furcae lateralis prothoracis, *Izm*, segmentaler Sternalmuskel, Gabelseitenmuskel (vgl. Taf. XX, Fig. 9, Bd. C).

Der Muskel gleicht dem imaginalen Befunde.

156) Musculus sternalis prosterni octavus, *Isrm8*, segmentaler Sternalmuskel von zweifelhafter Funktion (Fig. 14, 15)[1].

[1] Die Beschreibung dieses prothoracalen Muskels wurde zuerst verfaßt,

Mit dem gleichen Vorbehalt wie im Metasternum III *srm8* (78a) und im Mesosternum II *srm8* (116a), sei an dieser Stelle ein muskelähnlicher, aus sehr wenigen (3—5) Fibrillen bestehender Strang genannt, welcher zugleich mit dem Beinmuskel *Ibm1* (150) an der Proapophysenbasis entspringt. Er verläuft medial und tiefer von *Ibm1* beiderseits des prothoracalen Ganglion im seitlichen Teil des Prosternum zu einem kleinen Zellhaufen, welcher vorn etwas unterhalb des Ganglion zwischen diesem und der Hypodermis liegt und sich durch eine Anhäufung großer, den Kernen der Ganglienmasse sehr ähnlicher Kerne auszeichnet. Bis zu dieser Stelle ist der Strang durch Bau und durch seine charakteristische Färbung mit ziemlicher Sicherheit als ein Muskel anzusehen mit typischen, sehr lang gestreckten Kernen in den einzelnen Fibrillen. Er scheint nach Durchtritt durch den Zellhaufen hier zu enden, d. h. es gehen von letzterem aus mehrere — anscheinend ebenso viele — Muskelfibrillen ziemlich senkrecht abwärts direkt an das Sternit, dessen Hypodermiszellen ja dem ganzen Gebilde nahe anlagern. Ob aber weitere Fasern, welche von dem Zellhaufen nach vorn abgehen, Muskelfibrillen sind, muß vorläufig für alle drei Thoracalsegmente unentschieden bleiben. Solche Fasern verlaufen vom Vorderrande des Zellhaufens nach zweierlei horizontalen Richtungen: Die eine Faser besteht anscheinend aus drei Fibrillen und verläuft etwas lateral gerichtet nach vorn, um am stark chitinisierten seitlichen Vorderrande des Prosternum anzusetzen. Die andre, bogig und noch weniger straff verlaufende Faser besteht aus vier Fibrillen, deren gestreckte Kerne in gleichen Abständen, also je vier zusammen, liegen. Diese Faser verläuft medianwärts dicht vor dem Ganglion her; sodann biegt sie in kurzem Bogen entfernt von der Medianlinie nach vorn, um dort am Vorderrande des Prosternum, dort wo dasselbe in die Kehlhaut übergeht, anzusetzen, der Medianlinie mehr genähert als der Ansatzstelle der vorgenannten Faser. Ob innerhalb des Zellhaufens eine Kontinuität der Fibrillen besteht, konnte nicht einwandfrei festgestellt werden; es ist aber sehr wahrscheinlich. Der Strang wird von einer ansehnlichen Trachee begleitet.

Bei einem Vergleich der Befunde in den drei Thoracalsegmenten ergibt sich folgendes Gemeinsame für die drei beschriebenen Stränge: Die basale, mit dem *bm1* am sternalen Hinterrande entspringende Strecke endet in einem kleinen, seitlich vom großen Ganglion gelegenen

---

bevor ich die Stränge im Meso- und Metathorax gefunden hatte und beschrieb. Das Wesentliche dieser Beschreibung, auf welche sich die beiden andern, S. 736 und 458, beziehen, gilt daher für alle drei Segmente.

Nebenganglion; die Strecke ist von muskelartigem Ansehen. Der metathoracale *srm8* bietet das einfachste Verhalten, indem er als einfacher Strang verläuft und das kleine Ganglion im Seitenteile des großen enthalten zu sein scheint. Eine laterale Verbindung dieser hinteren Strecke mit dem mittleren seitlichen Sternit durch einen sehr kurzen Strang besteht in allen drei Fällen. Eine Verbindung der kleinen freiliegenden Ganglien mit dem Hauptganglion scheint zu bestehen. Nur im Mesothorax und im Prothorax verläuft ein zweiter Strang als ein lateraler Nebenstrang nach vorn an das im Metathorax fehlende Coxosternum und deutet hier das Walten der Regel von der »äquivalenten Beteiligung« — vgl. Bd. C, S. 770 — an. Von den basalen Strecken abgesehen ist der muskulöse Charakter der Stränge noch zweifelhaft. Übereinstimmend bei allen dreien trifft man Tracheenstämme, welche die Hauptstränge begleiten. Die Endbezirke der Haupt- und Nebenstränge liegen an exponierten Stellen des sternalen Randes, dort wo die benachbarten Sternite aneinander grenzen oder dort, wo die Hüftglieder dicht anliegen.

Über die Funktion oder Bedeutung dieses merkwürdigen Gebildes lassen sich vorläufig nur Vermutungen aussprechen. Der Muskel müßte Gegenstand einer besonderen Untersuchung sein. Es wäre möglich, daß auch hier ein bereits in Rückbildung begriffener Häutungsmuskel — d. h. speziell für das Schlüpfen eines Tieres aus dem Ei, die erste Larvenhäutung und die erste Formgebung des Tieres — vorliegt; oder es ist der ganze Komplex, falls die genannten Kerne wirklich Ganglienzellkerne sind, hier — ganz allgemein bezeichnet — ein besonderes Organ des Muskelsinnes, für welches die Frage, ob es dauernd oder nur zeitweise besteht, gleichfalls offen bleibt.

In letzterer Beziehung läßt sich die Vorstellung, es möchten diese Gebilde als chordotonale Organe aufzufassen sein, mit allen den beschriebenen Merkmalen wohl in Einklang bringen; ähnliche Stränge *chs* finden sich noch an anderen Stellen im Thorax; sie sind nicht besonders beschrieben, aber Bd. C in den Textfig. 26, S. 683, 29, S. 713, 33ff, S. 719ff, Tafel XXVIII, Fig. 38, schematisch angedeutet. Den beschriebenen Strangsystemen äußerst ähnliche Gebilde hat Graber 1882 beschrieben und abgebildet. Dementsprechend würden der beschriebene muskulöse Stammteil der Stränge dem »Ligament« und die distalen Zweig- bzw. Nebenstränge den Schenkeln des chordotonalen Organes entsprechen.

Besonders sei auf die von Graber für das Abdominalsegment von *Chironomus*, Taf. XXXI, Fig. 8 und für die rechte Hälfte des vor-

letzten Abdominalsegmentes von *Dytiscus*, Taf. XXXI, Fig. 11 dargestellten Verhältnisse aufmerksam gemacht. Ich möchte in diesem Zusammenhange auf die Arbeiten GRABERS 1882 und RÁDLS 1905 wenigstens hingewiesen haben[1].

Die endgültige Feststellung bedarf erneuter histologischer Untersuchungen an dieser und an andern Stellen, welche sich auf das spätere Embryonalstadium, ferner auf andre Stadien und auf die Imago zu erstrecken haben.

Andre Muskulatur.

157) (1905: 133) Musculus protractor intestinalis, *Iim.* muskulöses Aufhängeband des Darmes, Darmmuskel (Fig. 1—12).

Er gleicht dem imaginalen Muskel und entspringt in der Mitte zwischen dem lateralen Dorsoventralmuskel *Ildvm2a* (139, *pm6a*) und dem intersegmentalen *Oism* (169).

b. Topographisch-quantitative statistische Übersicht über die im Prothorax für das 1. Stadium beschriebenen Abweichungen gegenüber der Imago.

(Vgl. 1905, S. 431, letzter Absatz.)

Der Prothorax enthält demnach im ersten Stadium 39 regelmäßig auftretende, gesonderte, zum Teil doppel- und mehrwertige Muskeln gegenüber 38 in der Imago beobachteten. Das erste Stadium besitzt also einen Muskel mehr. Durch die mikroskopische Nachuntersuchung sind sechs Muskeln für die Imago neu festgestellt, so daß sich die 1905 gefundene Zahl von 32 imaginalen Muskeln auf 38 erhöht, (wenn man die damals dort provisorisch als prothoracale gerechneten Muskeln der Halshaut nicht mehr rechnet).

Der Unterschied zwischen beiden Stadien beruht also nur darauf, daß der ventrale Längsmuskel *Ivlm8* (126) im ersten Stadium vorhanden ist, in der Imago aber völlig fehlt. (Vgl. ferner die Übersicht im Mesothorax, S. 460.)

Die Gesamtübersicht zeigt die folgenden prothoracalen Muskeln im ersten Stadium: 8 ventrale Längsmuskeln (gegenüber 7 in der Imago), 3 dorsale Längsmuskeln, 1 intersegmentaler Dorsoventralmuskel, 5 mediale Dorsoventralmuskeln, 4 laterale Dorsoventralmuskeln, 1 sternalpleuraler Muskel, 3 intratergale (1905: tergalpleurale) Muskeln,

[1] Vgl. V. GRABER, Die chordotonalen Sinnesorgane und das Gehör der Insekten I, II. Archiv f. mikroskop. Anatomie. Bd. XX, XXI. 1882 und EM. RÁDL, Über das Gehör der Insekten. Biologisches Centralblatt. Bd. XXV. 1905.

4 andre tergalpleurale Muskeln, 2 Stigmenmuskeln, 6 sternale Muskeln, 1 sternaler zweifelhafter Muskel (*srm8*), 1 Befestigungsmuskel des Darmes.

a. Wesentliche Unterschiede hinsichtlich des Auftretens und der Ausbildung der Muskeln im Stadium 1 gegenüber dem jetzt sicher gestellten Befunde in der Imago sind folgende:

Ein allgemein primitives bzw. primäres Verhalten zeigen im ersten Stadium: Die ventralen Längsmuskeln *Ivlm1* (119), *Ivlm4* und *Ivlm5*, die dorsalen Längsmuskeln *Idlm1a* (127), *Idlm3a* und *3b* (128, 129). Hinsichtlich der Bildung von Teilfasern bestehen folgende Unterschiede: Im Stadium 1 stärker geteilt bzw. getrennt sind folgende in der Imago mehr einheitliche Muskeln: Die ventralen und dorsalen Längsmuskeln *vlm1* (119), *vlm4a + b* (122), *vlm5a + b* (123), *dlm3b* (129), die medialen Dorsoventralmuskeln *dvm1* und *6* (131) und *dvm2* (133, 1905: *dvm7*).

In der Imago getrennte Muskeln, welche im Stadium 1 einheitlich auftreten, sind nicht vorhanden.

Lageverschiebungen treten in der Imago auf gegenüber dem ersten Stadium bei folgenden Muskeln: Innerhalb der ventralen und dorsalen Längsmuskulatur bei dem *vlm3* (121), bei den *dlm3a* (128) und *dlm3b* (129), innerhalb der dorsoventralen Muskeln bei den *dvm6 + 1* (131), *ldvm2* (138, 1905: *pm6*), *ldvm2a* (139, 1905: *pm6a*).

Hinsichtlich der Stärkeverhältnisse ließen sich folgende Unterschiede feststellen:

Kräftiger im ersten Stadium gegenüber der Imago sind folgende Muskeln ausgebildet: Die ventralen Längsmuskeln *vlm1* (119), *vlm4a + b* (122) und *vlm5a + b* (123), der dorsale Längsmuskel *dlm1a* (127), der intersegmentale *ism* (130), folgende Seitenmuskeln: *pm15* (144), *ltm16* (145), *pm17* (146).

Hingegen sind im Stadium 1 schwächer ausgebildet, in der Imago aber kräftiger die folgenden: Der ventrale Längsmuskel *vlm7* (125), der dorsale Längsmuskel *dlm3a* (128), der Dorsoventralmuskel *dvm3 + 4* (134). Ein im ersten Stadium völlig neu auftretender Muskel, welcher in der Imago gänzlich fehlt, ist der ventrale Längsmuskel *vlm8* (126); der *srm8* (156) bedarf der Nachuntersuchung.

Muskeln, welche in der Imago vorhanden sind, aber im Stadium 1 fehlen, wurden nicht angetroffen.

b. Hinsichtlich der 1905 gegebenen Darstellung des Imaginalstadiums infolge der mikroskopischen Nachuntersuchung

eingetretene Ergänzungen und Veränderungen betreffen folgende Muskeln:

Neu aufgefunden wurden: ein Teilmuskel des *vlm2a + b* (120), ferner sechs neue Muskeln, darunter vier Seitenmuskeln, die *pm15* (144), *ltm16* (145), *pm17* (146), *bsm18* (149), ein Stigmenmuskel *stm2* (148), ein sternaler Muskel *srm8* (156).

Umdeutungen traten ein für folgende 1905 als sternalpleurale Seitenmuskeln *pm* beschriebene, jetzt als Angehörige einer neuen Kategorie erkannten und als laterale Dorsoventralmuskeln *ldvm* zu bezeichnenden Seitenmuskeln (136—139): Es heißen *pm4a* jetzt: *ldvm3*, *pm4* jetzt: *ldvm4*, *pm6* jetzt: *ldvm2*, *pm6a* jetzt: *ldvm2a*. Dabei erfuhr der erstere dieser Muskeln *pm4a* noch eine spezielle Umdeutung; desgleichen die dorsoventralen Muskeln *dvm7* in *dvm2* (133) und *dvm2* in *dvm3 + 4* (134); vgl. auch die intratergalen Muskeln.

Einfache Umbenennungen bzw. Zusätze erhielten: Der Stigmenmuskel *stm* (1905) jetzt als *stm1*; die sternalen Muskeln erhielten das Beiwort »sternalis«.

Eine schärfere Fassung endlich erhielten der *ism* (130) als medialer »dorsoventralis« und ein Teil der tergalpleuralen Seitenmuskeln als »intratergale«, als Angehörige einer neuen Kategorie.

c. Morphologische Betrachtung des Prothorax auf Grund der Muskulatur des 1. Stadiums im Vergleich mit der Imago, ferner mit dem Abdomen, dem Meta- und Mesothorax im 1. Stadium.

(Vgl. 1905, S. 432.)

1. Allgemeine Vorbemerkungen über die hinsichtlich der Imago eingetretenen Veränderungen.

Bei der Betrachtung der in der Imago herrschenden Verhältnisse lagen 1905 der morphologischen Auffassung der prothoracalen Muskeln die in den imaginalen abdominalen, den metathoracalen und mesothoracalen Segmenten gefundenen Dinge mit den aus ihnen abgeleiteten Schlüssen zugrunde. Da sich diese Grundlage durch die an der Untersuchung des ersten Stadiums gewonnenen Ergebnisse, sowie durch die mikroskopische Nachuntersuchung der Imago verändert hat, so seien nunmehr zunächst die neuen Anschauungen im Anschluß an die 1905 gegebenen Darstellungen als Ergänzung der letzteren für die Imago erörtert, ohne auf den Vergleich des 1. Stadiums mit der Imago zunächst einzugehen. Auch jetzt dienen diesen Erörterungen die für das Abdomen und die flügeltragenden Segmente erhaltenen und bereits dargestellten Ergebnisse als Unterlage.

Die damals entwickelte Anschauung von der morphologischen Stellung der Muskeln hatte hauptsächlich zu zwei, allerdings hypothetisch gelassenen Folgerungen geführt, welche nach Kenntnis des ersten Stadiums nicht mehr haltbar sind: Einmal hinsichtlich der dorsalen Längsmuskulatur, sodann hinsichtlich der Dorsoventralmuskeln bzw. der »sternalpleuralen« Seitenmuskulatur.

1) Hinsichtlich der dorsalen Längsmuskulatur wurde eine Verlagerung der vorderen Ursprungsstellen prothoracaler Längsmuskeln *dlm1* und *dlm2* an das Hinterhaupt angenommen. Es wurde diese Annahme durch folgendes zu begründen versucht:

a. Ein typischer, vom tergalen Vorderrande des Pronotum aus nach hinten verlaufender, einfach intersegmentaler — dem *IIdlm1* (82) und *IIdlm2* (83) entsprechender — dorsaler Längsmuskel fehlt (1905, S. 433 letzter bzw. vorletzter Absatz).

b. Ferner wurde ganz allgemein die Möglichkeit einer Verlagerung von Muskeln im Bezirke angenommen, mit denen sie morphologisch nichts unmittelbar zu tun haben (S. 453 unterer Absatz und S. 454). Ein weiterer Grund schließlich war

c. die im Embryo anscheinend bemerkbare, besondere Nähe des Vorderrandes des Pronotum am Hinterhauptsring, wobei die 1905 in der Textfig. 8, S. 455, mit *R* bezeichnete Region als ein in die nachembryonale Kopfkapsel aufgehendes Segment aufgefaßt wurde (vgl. 1905, S. 455 unterer Absatz).

d. Für diese Verlagerung schien insbesondere die mediale Verschiebung der tergalen Ansatzstellen der intersegmentalen Dorsoventralmuskeln *Oism* (169) und *Oism2* (170) zu sprechen (1905, S. 454, Abs. 2).

Diese Anschauungen haben sich sehr geändert:

Um an den letzteren Punkt (d) zunächst anzuknüpfen, so läßt sich allerdings im Pronotum eine sogar nachembryonale Konzentration des unpaaren skutalen Mittelbezirkes medianwärts feststellen, welche durch das Überwiegen der protergalen Seitenbezirke infolge ihrer bedeutenden Beanspruchung durch dorsoventrale Beinmuskulatur zustande kommt. Diese für die Auffassung intersegmentaler Bewegungserscheinungen allerdings wichtige Tatsache besteht jedoch zunächst ganz für sich und darf nicht zu weit gehenden Schlüssen hinsichtlich einer Verlagerung der dorsalen Längsmuskeln an Bezirke verwertet werden, die ihnen in morphologischem Sinne fremd sind.

Ferner (*c*) trifft die Deutung der mit *R* bezeichneten Region als einheitliche Kopfregion nicht zu; sie ist die in der Embryonallage

infolge des stark abwärts gebogenen und an die Ventralseite angedrückten Kopfes stark gedehnte, in der Imago aber so schmale Nackenhaut, so daß sich der Vorderrand des Halsschildes — eben getrennt durch diese Nackenhaut — sehr entfernt vom Hinterhaupte befindet, und eine Verlagerung prothoracaler dorsaler Längsmuskeln danach völlig ausgeschlossen erscheint. Die Deutung dieser Nackenregion als Nackenhaut ist zwar in dem der Fig. 8, S. 455, 1905, beigegebenen Text ausgesprochen; sie wurde aber nicht geltend gemacht (1905, S. 455, letzter Absatz) unter dem Zwange, für die sich in ihren hinteren Ansatzstellen so typisch verhaltenden Längsmuskeln *Odlm1* und *Odlm2* bei dem Fehlen einfach intersegmentaler, typischer, prothoracaler dorsaler Längsmuskeln mit Vorbehalt eine, wenn auch hypothetische Deutung zu suchen.

Diese Schwierigkeit liegt nicht mehr vor; denn einerseits ist das Auftreten doppelt intersegmentaler Längsmuskeln, sogenannter »Brükkenmuskeln« in kinematisch stark und vielseitig, d. h. locker beweglichen Bezirken als Begleiter der einfach intersegmentalen Längsmuskeln nichts Ungewöhnliches, wie die metathoracalen Längsmuskeln *IIIvlm1* (45), die abdominalen *IIa* und *IIIa vlm2* (2, 18) und *IIa vlm3* (19) zeigen.

Ferner (2) kann der prothoracale dorsale Längsmuskel *Idlm1a* als undifferenziert gebliebener, dem mesothoracalen *IIdlm1* und *2* (82, 83) durchaus homologer Längsmuskel aufgefaßt werden, der eben infolge genannten kinematischen Prinzips — in seinem lang- bzw. doppeltintersegmentalen Begleitmuskel *Odlm 1* u. *2* besser vertreten — rückgebildet bleibt. Wie dies die Befunde am Stadium 1, welche den 1905 (S. 455, Zeile 11 von unten) verlangten entwicklungsgeschichtlichen Beweis erbringen, besonders veranschaulichen, sei später (S. 510, 522, 600) dargestellt. Ein *dlm1+2* des Prothorax fehlt also nicht, sondern bleibt in Gestalt des *Idlm1a* undifferenziert; die typische Bezugnahme auf die hintere Ansatzstelle wiederholt am Mesonotum sein Begleitmuskel, der doppelt intersegmentale dorsale Längsmuskel der Nackenregion *O dlm2* (164).

Ganz unhaltbar wird aber (c) die 1905 gegebene hypothetische Anschauung durch das embryonale Auftreten eines einfach intersegmentalen allerdings vergänglichen Nackenmuskels *O dlm1a* (162).

Auf die (b) Zulässigkeit der Annahme von Muskelverlagerungen kommen wir sogleich zurück (S. 506ff.).

2) Die zweite 1905 vertretene Annahme bezieht sich auf die Deutung der im Prothorax dorsoventral verlaufenden langen Seitenmuskeln

des *Ildvm4* (137, 1905: *pm4*) und des *Ildvm3* (136, 1905: *pm4a*) als episternale sternalpleurale Beinmuskeln, speziell unter diesen des *Ildvm3* (*pm4a*) als eine Neubildung; ferner auf die Deutung des *Ildvm2* (138, 1905: *pm6*) und des *Ildvm2a* (139, 1905: *pm6a*) gleichfalls als ein sternalpleuraler, aber epimeraler Beinmuskel — mit dem für den Prothorax sich gleichwie bei den episternalen *ldvm4* (*pm4*) und *ldvm3* (*pm4a*) aus ihrem topographisch dorsoventralen Verhalten ergebenden Zwang, eine sekundäre Verlagerung dieser langen Seitenmuskeln an das Pronotum anzunehmen, und zwar mit Übersetzung über die Falte des tergalen Seitenrandes des Halsschildseitenlappens hinweg (vgl. 1905, S. 435, 467ff., 469 vorletzter Abs., ferner S. 470 u. 490).

Diese Verlagerung schien für die beiden episternalen Muskeln, den *ldvm4* (*pm4*) und den *ldvm3* (*pm4a*) durch Hinaufrücken an der Pleurallamelle, welche zugleich die episternale Seitenwand darstellt, immerhin noch möglich (1905, S. 437, 470f., 490). Für den epimeralen Seitenmuskel *ldvm2* und *2a* (*pm6* u. *6a*) schien die Annahme einer Verlagerung zu sehr gezwungen; sie wurde daher aufgegeben zugunsten der Ansicht, daß die im Thorax als Flügel- bzw. Beinmuskeln funktionierenden epimeralen dorsoventralen. Seitenmuskeln *ldvm2* und *2a* gleichwie die im Prothorax fehlenden episternalen Flügelmuskeln *ldvm1* + *1a* (*pm1* + *2*) und *ldvm3* (*pm3*) echte Dorsoventralmuskeln seien, die sich aber im Prothorax im Unterschied von jenen geschwundenen episternalen Flügelmuskeln bei der Wichtigkeit des epimeralen Bezirks für die Beinmechanik (vgl. 1905, S. 436, 473) als Beinmuskeln erhalten haben. Aus der für den Prothorax wahrscheinlich gemachten dorsoventralen Natur der epimeralen langen Flügelmuskeln wurde also auch auf den dorsoventralen Charakter der langen epimeralen Flügelseitenmuskeln im Meta- und Mesothorax rückgeschlossen und die tergale Natur des Flügels auch im epimeralen Bezirk begründet (vgl. 1905, S. 490, Abs. 2).

So blieben die beiden episternalen langen Beinmuskeln *ldvm4* und *3* (*pm4* und *4a*) im Prothorax als tergal verlagerte »sternalpleurale« Beinmuskeln charakterisiert (1905, vgl. S. 435, 469f., 490). Die Charakterisierung als sternalpleurale aber beruhte auf der bereits bei Besprechung des Metathorax (S. 757, Bd. C) erwähnten Grundlage, die nach Untersuchung des ersten Stadiums nicht mehr besteht.

Kurz wiederholt war dieser 1905 geltende Grundgedanke folgender: Für die episternalen langen, seitlichen Flügelmuskeln *II*, *IIIldvm1*, *1a* und *3* (*II*, *IIIpm1*, *2*, *3*; 59, 94; 60, 95; 61, 96) wurde nämlich der dorsoventrale Charakter aus ihren direkten Beziehungen und aus

ihrer symmetrischen Lage zu den Dorsoventralmuskeln gefolgert, für die epimeralen langen seitlichen *ldvm2* (63, 99, *pm6*) aber auf Grund der für den Prothorax angestellten Erwägungen, wie soeben gesagt wurde; das bedeutet also: Die Herleitung des *ldvm1* (*pm1*) aus *dvm6*; das Auftreten des *ldvm1a* (*pm2*) als ein dem *dvm1* analoger Muskel, und die Herleitung des *ldvm2* (*pm6*) aus *dvm2*. Für den in der »pleuralen« thoracalen Seitenwand tiefer ansetzenden langen episternalen Beinmuskel *ldvm4* (62, 97, *pm4*) konnte der Nachweis seines dorsoventralen Charakters nicht erbracht werden. Da nun im Prothorax die auf den Flügel bezüglichen episternalen langen Seitenmuskeln *ldvm1* und *1a* fehlen, der dorsoventrale Charakter der Trochanterseitenmuskels *ldvm3* (*pm3*) aber gleichfalls nur auf seiner Herleitung aus der Dorsoventralmuskulatur — dem *dvm5* — als Flügelmuskel beruhte, so mußte sein Fehlen im flügellosen Prothorax gefolgert werden. Die weitere Folgerung war die, den prothoracalen episternalen Trochantermuskel *Ipm4a* als eine episternale Neubildung aus dem sternalpleuralen Beinmuskel *ldvm4* (*pm4*) zu betrachten, gleichwie im epimeralen Bezirk ganz analog ein neugebildeter langer Trochantermuskel *ldvm2a* (139, *pm6a*) aus dem *ldvm2* (138, *pm6*) entstanden war. Es bestand also in der thoracalen Seitenwand ein Gegensatz zwischen den langen seitlichen Flügelmuskeln *ldvm1, 1a, 3* (*pm1—3*) *ldvm2* und *ldvm2a* (*pm* und *pm6a*) als direkten Abkömmlingen der Dorsoventralmuskulatur einerseits und den ausschließlich als Beinmuskeln funktionierenden langen Seitenmuskeln *ldvm4* (*pm4*) und *Ipm4a* (jetzt *Ildvm3*) anderseits; der sternalpleurale Charakter der letzteren entsprach dem topographischen Befunde, zumal die ununterbrochene Strecke der thoracalen Seitenwand (also ohne die Flügelgelenkteile) damals noch als ein im morphologischen Sinne rein pleuraler Bezirk galt. Die Verlängerung dieser beiden Muskeln als sternalpleurale wurde durch die erhebliche Beanspruchung als Beinmuskeln physiologisch erklärt, eine Verlängerung, die stufenweise vom Metathorax bis zum Prothorax zuzunehmen schien und schließlich im episternalen Bezirk des Prothorax die anscheinende tergale Verlagerung dieser langen Beinmuskeln zur Folge hatte.

Diese Anschauungen sind nun nicht mehr haltbar; nachdem sich durch die Untersuchung des ersten Stadiums herausgestellt hat, daß eine Kategorie dorsoventraler Seitenmuskeln von vornherein besteht, die sowohl im epimeralen als auch im episternalen Bezirk auftritt und daß sie einer gleichen Kategorie dorsoventraler Seitenmuskeln homolog ist, welche im Abdomen im Gegensatz

zur inneren medialen Dorsoventralmuskulatur *edvm* auftritt; daß ferner sämtliche genannten langen Seitenmuskeln, seien es Bein- oder Flügelmuskeln dieser Kategorie der lateralen Dorsoventralmuskeln angehören. Es ist also nicht mehr nötig, das Auftreten der langen seitlichen Dorsoventralmuskeln durch die Flügel zu begründen; sie sind von vornherein da.

Diese Zusammenfassung möge zunächst genügen, um nachfolgende, auf die genannten Kategorien bezüglichen Zusammenstellungen mit ihren Änderungen zu begründen und ein nochmaliges vergleichendes Eingehen auf die Einzelheiten der neuen Anschauungen unnötig zu machen. Es sei daher auf die im Metathorax gegebene Beweisführung (Bd. C, S. 761ff.) als eine Voraussetzung für den Prothorax verwiesen.

Ein weiteres Moment kommt aber noch hinzu, um eine Verlagerung prothoracaler dorsaler Längsmuskeln an das Hinterhaupt, sowie ein eine Verlagerung pleuraler Muskeln — also der seitlichen langen Beinmuskeln *ldvm3* und *4* (136, 137, *pm4a* u. *4*) und *ldvm2* und *2a* (138, 139, *pm6* u. *6a*) an das Tergit unwahrscheinlich zu machen: Die Erkenntnis nämlich, daß Verlagerungen nicht in dem Maße möglich sind, wie man dies 1905 anscheinend annehmen durfte. Ein Übersetzen von Muskeln in andre Skeletbezirke, denen sie ursprünglich fremd sind, ist nicht annehmbar. Auch wurde die Möglichkeit einer Verlängerung von Muskelfasern gemäß erhöhter physiologischer Beanspruchung überschätzt; sie findet nur in geringem Maße statt und kann insbesondere nicht für die Deutung des *ldvm4* (62, 97, 137, *pm4*, vgl. 1905, S. 520, Anm. 19) in Betracht kommen.

2. Vergleichung des Stadium 1 mit der Imago hinsichtlich Skelet und Muskulatur im einzelnen.

a. Allgemeine Übersicht über die Imago und das Stadium 1.

Wenn auch die in der Ausbildung des Skelettes im ersten Stadium vorliegenden Verhältnisse mit den imaginalen grundsätzlich übereinstimmen, so herrscht doch, wie die Betrachtung der Muskulatur zeigt, bei dem Schlüpfen des Embryo aus dem Ei noch keine völlige Übereinstimmung: Die allerdings geringen Unterschiede beruhen hauptsächlich auf dem relativ größeren Abstande der oberen Ansatzstellen der Pleurallamelle, was auch in der Anordnung der Muskulatur zum Ausdruck kommt. Dadurch ist die mediane Region des Tergits viel breiter als in der Imago: Es besteht noch nicht die Konzentration

der Muskulatur medianwärts, welche die Imago charakterisiert. Diese Breite, welche mit dem Bestande der mächtig entwickelten dorsalen Längsmuskeln höchst wahrscheinlich in Beziehung steht, wird noch innerhalb des ersten Stadiums eingeschränkt, wie aus dem Verhalten der dorsalen Längsmuskulatur zu ersehen ist. Indem die Ursprungsstellen der dorsalen Längsmuskeln im Verlauf der nachembryonalen Entwicklung medianwärts rücken, folgen ihnen die Ursprungsstellen der dorsoventralen Muskulatur nach. Dieser Vorgang ist rein kinematisch verständlich aus den nachembryonal geänderten, intersegmentalen Bewegungserscheinungen (vgl. S. 522ff.). In diesen Verhältnissen ist aber auch in geringem Grade für das erste Stadium gegenüber der Imago ein primärer Zustand zu erkennen; er kommt in Unterschieden zum Ausdruck, welche zwischen den gegenseitigen Lagebeziehungen der dorsalen Längsmuskeln einerseits und der Dorsoventralmuskeln anderseits in den beiden Stadien bestehen.

Während sich die gegenseitigen Lagebeziehungen der Muskulatur auch innerhalb der dorsalen Längsmuskulatur schon im Verlaufe des ersten Stadiums ändern, gleichen die Lagebeziehungen der Muskeln innerhalb der medialen und lateralen Dorsoventralkategorie einander völlig; ebenso bestehen hinsichtlich der Größenverhältnisse innerhalb der Dorsoventralmuskeln keine nennenswerten Verschiedenheiten beider Stadien. Fast völlige Übereinstimmung herrscht zwischen beiden Stadien überhaupt nur hinsichtlich des Auftretens der dorsoventralen Muskulatur. Abgesehen von der medialen Konzentration in der Imago zeigen sich Unterschiede darin, daß Muskeln, wie z. B. die dorsoventralen Muskeln und die ventralen Längsmuskeln stärker zerteilt auftreten; ferner in Größenverschiedenheiten bei allen intersegmentalen Kategorien, den *ism*, *vlm* und *dlm*-Muskeln, welche mit den Unterschieden in den intersegmentalen Bewegungserscheinungen beider Stadien verknüpft sind.

Während die relativen Stärkeverhältnisse der dorsoventralen Muskeln in der Imago und im Stadium 1 annähernd gleich sind, fällt bei Betrachtung des ersten Stadiums die bedeutend massigere Entwicklung dieser Muskeln im Prothorax gegenüber den flügeltragenden Segmenten auf, ein Unterschied, der auf der geringen Entwicklung der genannten Muskeln, besonders der Flügelmuskeln, im Meso- und Metathorax beruht. Man kann dies leicht bei einem Vergleich von Frontalschnitten beider Stadien erkennen (vgl. 1905, Fig. 10 u. 11 auf S. 462ff mit Bd. C, Taf. XIX f., Fig. 5 u. 8).

Wir betrachten nunmehr die Einzelheiten:

b. Die einzelnen Muskelkategorien.

Die ventrale Längsmuskulatur (vgl. 1905, S. 432).

Eine Ergänzung hinsichtlich der Imago ist durch die Feststellung des auf den Trochantin *cp* bezüglichen Teilmuskels *I vlm2b* (120) eingetreten, die auch für das erste Stadium zutrifft (vgl. Mesothorax S. 463). Ein primitiveres Verhalten gegenüber der Imago zeigt der kräftiger ausgebildete *I vlm1* durch seine der paarig symmetrischen Anlage entsprechende Zweiteiligkeit.

Ein völlig neuer, außerordentlich kräftig entwickelter Muskel *I vlm8* (126) gehört zu jenen eigentümlichen Muskeln, welche nachembryonal völlig schwinden. Durch diesen Zuwachs wird die 1905, S. 432, betonte intersegmentale Bedeutung der sternalen Region, des Abschnittes der unpaaren Apophyse, sternellum, ganz besonders hervorgehoben, und die ventrale Längsmuskulatur im Prothorax erscheint dadurch gegenüber allen andern Segmenten ganz besonders entwickelt. Dem entspricht gleichfalls die besonders reiche Zerteilung des *Ivlm4* (122) und *Ivlm5* (123) in zahlreiche Teilmuskeln, sowie die bedeutendere Stärke dieses Muskelkomplexes.

Diese Erscheinungen deuten alle auf die mit bedeutenden Kraftwirkungen verbundenen besonderen Bewegungserscheinungen im Stadium 1 hin und stehen zudem in Beziehung zu der gleichfalls mächtiger entwickelten dorsalen Längsmuskulatur als deren Synergisten bzw. Antagonisten. Mit dem Auftreten des *I vlm8* mag es zusammenhängen, daß der *I vlm2a + b* im Stadium 1 im Unterschied von dem mesothoracalen nicht kräftiger entwickelt ist.

Die im Stadium 1 demnach viel bedeutendere Ausbildung der ventralen Längsmuskulatur hängt augenscheinlich mit den Vorgängen des Auskriechens aus dem Ei und mit der Embryonalhäutung zusammen, nach deren Beendigung die intersegmentalen Bewegungserscheinungen nachlassen. Es tritt dafür nachembryonal eine gewisse Befestigung und Stetigkeit der immerhin noch genügend beweglichen Sternalgebilde durch Zunahme des gekreuzten Verlaufes der Muskelfasern — *I vlm3* (121) zu *I vlm5* (123) — ein, während der Ausfall des *I vlm8* etwas ersetzt wird durch die Massenzunahme des *I vlm7* (125).

Die dorsale Längsmuskulatur.

Über die gegenüber der 1905 gegebenen Darstellung hier in Betracht kommenden Änderungen ist in dem einleitenden Abschnitte dieses Kapitels auf S. 504 das Nötige gesagt. Gegenüber den 1905,

S. 433, gemachten Angaben sind keine Abweichungen eingetreten; jedoch ist hervorzuheben, daß gerade die Auffassung der dorsalen Längsmuskulatur im Prothorax der im Mesothorax des ersten Stadiums vorliegenden Verhältnisse zur Begründung bedarf und daß anderseits auch in dem primär vierteiligen Auftreten der abdominalen dorsalen Längsmuskulatur des ersten Stadiums allerdings eine Vergleichsbasis besteht.

Der im Unterschiede von der Imago so mächtig entwickelte medianpaarige dorsale Längsmuskel *I dlm1a* (127) entspricht durchaus dem *dlm1* und *2* der flügeltragenden Segmente zusammengenommen und deutet auf die primäre Grundlage der Muskelverteilung hin. Er bleibt undifferenziert infolge des Auftretens doppelt-intersegmentaler, die typische Differenzierungsweise am hinteren Ansatzbezirk befolgender, dorsaler Längsmuskeln (163, 164 des Segmentes der 2. Maxille). Er deutet durch seine mächtige Entwicklung auf die bedeutenden intersegmentalen Bewegungserscheinungen beim Schlüpfen des Embryo aus dem Ei und bei der Embryonalhäutung hin (vgl. die Beschreibung auf S. 639ff.). Er wird demnach in der Imago schon innerhalb des ersten Stadiums rückgebildet und auf die geringe Funktion als Muskel der Intersegmentalfalte beschränkt. Nach seiner Rückbildung wird durch die Lockerung des intersegmentalen Spielraumes besonders vorn eine vielseitige Beweglichkeit des über die Nackenhaut und den Mesothorax tretenden Pronotum ermöglicht.

Innerhalb der lateralen dorsalen Längsmuskeln treten Größenunterschiede und beträchtliche Lageverschiebungen auf; zugleich geben sie auch Anlaß zu morphologischen Betrachtungen nach zweierlei Richtungen:

Die im Übergangszustande des ersten Stadiums von der Medianlinie weit entfernten Muskeln rücken bereits im ersten Stadium — unter Veränderung auch ihrer gegenseitigen Lagebeziehungen — medianwärts zusammen; man kann darin einmal eine räumliche Beziehung zur Rückbildung des dorsalen Längsmuskels *I dlm1a* (127) erblicken, und den (S. 504, vgl. auch S. 514 u. 1905, S. 433) besprochenen Ausdruck einer medianen Konzentration des unpaaren scutalen Mittelfeldes im morphologischen Sinne. Sodann aber liegt in eben dieser Verlagerung, ferner in der vielleicht den rückgebildeten *I dlm1a* etwas ersetzenden Stärkezunahme des *I dlm3a*, sowie in der beschriebenen Zunahme des gekreuzten Faserverlaufs innerhalb dieser lateralen Längsmuskeln ein Hinweis auf die in der Imago festere Verbindung mit dem Mesonotum zugunsten der ungehemmten freien Beweglichkeit des Pronotum gegen

die Halshaut. Denn es ist augenscheinlich, daß der intersegmentale Spielraum freier ist, wenn in einem beschränkten medianen Bezirk die Verbindung der Segmente nach beiden Seiten hin von einer einzigen Stelle ausgeht, als wenn von beiderseits voneinander weit entfernten Ursprungsstellen aus jeder Seitenteil des Pronotum für sich eine besondere Verbindung zum Mesonotum erhält. Es ist zu beachten, daß infolge der Lage des Pronotum über dem Mesonotum die Fasern der besprochenen seitlichen Längsmuskeln dabei steil abwärts, d. h. einwärts verlaufen, vgl. Textfig. 38f., S. 483. Die Festlegung des Prothorax gegen die benachbarten Segmentteile erfolgt also hinten, besonders aber sternal, was im Kehlbezirk der Halshaut, als dem Angelpunkt aller dieser Bewegungserscheinungen zum Ausdruck kommt.

Eine zweite Betrachtung in morphologischer Richtung knüpft ergänzend an die 1905 (S. 433, vorletzter Absatz) offengelassene Frage nach der morphologischen Stellung des zweiteiligen, seitlich dorsalen Längsmuskels *I dlm3a* und *3b* (128, 129) an, indem sie die dort befolgte Anschauung begründet: Die Zweiteiligkeit des mesothoracalen *IIdlm 3a+b* (84) im Stadium 1 bietet dazu die Möglichkeit, indem die beiden prothoracalen Muskeln diesem mesothoracalen Doppelmuskel homolog sind. Ein vierter, dem *IIdlm4* (85) homologer, seitlich dorsaler Längsmuskel fehlt hier; denn ein solcher vierter Längsmuskel tritt in allen andern thoracalen und abdominalen Segmenten an der lateralen Seite der inneren dorsoventralen Muskulatur auf, während der prothoracale *dlm3a* und *b* ganz entsprechend dem *dlm3* auch der abdominalen Segmente an der medialen Seite der inneren Dorsoventralmuskulatur entspringt. Ferner fällt es auf, daß trotz der räumlichen Vorherrschaft der tergalen Seitenteile im Pronotum ein dem abdominalen entsprechender (3, 36) dorsaler Längsmuskel des lateralen Seitenbezirks *dlm5* fehlt, dessen Fehlen im Meso- und Metathorax mit der Inanspruchnahme dieser Seitenteile durch die Flügelanlage begründet wurde. Nun zeigt es sich aber, daß im Pronotum die Seitenteile, wenn auch in andrer Weise als in den flügeltragenden Segmenten, durch die reichliche Zerlegung der dorsoventralen, besonders der seitlich dorsoventralen *ldvm*-Muskulatur, durch deren Beziehung zur Beinmechanik in noch gesteigerter Weise in Anspruch genommen sind; eine Tatsache, die durch die besprochene Einschränkung des tergalen Mittelfeldes infolge medianer Konzentration und Überwiegens dieser Seitenteile eben zugunsten dieser dorsoventralen Muskulatur besonders bekräftigt und veranschaulicht wird. Dadurch wird nicht nur das Fehlen des *dlm5*, sondern auch der Fortfall des durch die Entwicklung des

lateralen Dorsoventralmuskels *ldvm2* (138) verdrängten *dlm4* durchaus begreiflich. Dieser in morphologischer Hinsicht vorliegende Ausfall des *dlm4* wird durch die Zweiteilung des *dlm3* kinematisch ersetzt.

Dieses Ergebnis ist zugleich eine Bestätigung des oft befolgten Gedankens, daß die morphologisch-kinematische Beurteilung eines Segments der Begründung durch das hinter ihm liegende bedarf.

Die Betrachtung der dorsalen Längsmuskulatur im ersten Stadium hat also besondere Bedeutung für die Erkenntnis der primären Grundlage des Segments sowie der intersegmentalen Kinematik im Prothorax.

Die mediale Dorsoventralmuskulatur.

Über die hinsichtlich der Darstellung der Imago S. 434, 1905, eingetretene Veränderung in der Auffassung der Gruppe des hinteren Dorsoventralmuskels vergleiche man die Vorbemerkungen zu der Einzelbeschreibung auf S. 487.

Im übrigen ändern sich die 1905 vertretenen Anschauungen nur noch hinsichtlich des Verhältnisses des medialen Dorsoventralmuskels *dvm5* (132) zum lateralen Dorsoventralmuskel *ldvm3* (*pm3*), indem letzterer, also der episternale lateral-dorsoventrale Trochantermuskel, nicht mehr aus der dorsoventralen Kategorie hergeleitet zu werden braucht; das heißt also: Im prothoracalen *dvm5* ist kein *pm3* potenziell enthalten, umso weniger, als der *Ipm4a* nach der neuen Anschauung ein *pm3* = *ldvm3* ist (vgl. weiteres bei den Erörterungen über die laterale Dorsoventralmuskulatur im Prothorax, S. 514, im Meso- und Metathorax, S. 468 bzw. S. 753). In der episternalen Region des Prothorax fehlt also ein besonderer dorsoventraler Flügelmuskel.

In der epimeralen Region trifft man den vom Meso- und Metathorax her bekannten, mit einer Chitinsehne versehenen hinteren Dorsoventralmuskel, den Stammuskel *dvm2* und seinen einheitlichen Teilmuskel *dvm3+4* am inneren hinteren Hüftrand an; die morphologische Grundlage ist also in allen drei Thoracalsegmenten gleich.

Völlig neu ist also gegenüber dem Meso- und Metathorax im Prothorax nur der epimerale dorsoventrale Trochantermuskel *dvm8* (135), dem ein analoger Entwicklungsvorgang innerhalb der epimeralen lateralen Dorsoventralmuskulatur des hinteren Seitenmuskels *ldvm2a* (139, *pm6a*) entspricht.

Im Vergleiche der Imago mit dem ersten Stadium ergeben sich in der Dorsoventralmuskulatur nur geringe Unterschiede (vgl. bereits S. 487), da die kinematischen Bedingungen — ebenso sehr in

den Folgeerscheinungen der Muskulatur auf das Skelet wie in dieser selbst — im Stadium 1 und in der Imago identisch sind, abgesehen von den intersegmentalen Bewegungserscheinungen. Der im Stadium 1 kräftiger entwickelte intersegmentale Dorsoventralmuskel *I ism* deutet gemeinsam mit den Längsmuskeln auf verstärkte intersegmentale Bewegungserscheinungen im Stadium 1. Von den tergalen Konzentrationserscheinungen auf die Medianlinie hin im Prothorax ist S. 511 u. 523 die Rede. Die im Stadium 1 auffallende Dreiteiligkeit des vorderen Dorsoventralmuskels *I dvm6* (131) und die Zweiteiligkeit des hinteren Dorsoventralmuskels *I dvm2* (133, *dvm7*) sind als Ausdruck von kinematischen Vorgängen aufzufassen, die mit der Beinbewegung verknüpft sind. Der hintere Dorsoventralmuskel *I dvm3+4* (134) ist relativ schwächer als in der Imago und weist dadurch auf eine nachembryonale Verstärkung der Beinmuskulatur durch Gebrauch hin. Dem mag auch ganz allgemein die dem Übergangszustande des ersten Stadiums gegenüber der Imago eigne Zerteilung der dorsoventralen Muskulatur — auch der lateralen — entsprechen, welche durch eine allgemeine Massenzunahme imaginal verwischt wird und daher dort nicht mehr so stark hervortritt. Inwiefern diese Zerteilung in morphologischem Sinne hinsichtlich der Beziehung auf Vorgänge der Flügelentwicklung im Prothorax und auf die verwandtschaftliche Stellung desselben zu den flügeltragenden Segmenten verwertet werden kann, darüber später (S. 523ff. und S. 610, vgl. auch S. 476 u. Bd. C, S. 748ff).

Die Pleuralmuskulatur.

Dorsoventrale Seitenmuskeln.

Über die hinsichtlich der Bezeichnungsweise eingetretenen Veränderungen vergleiche man die statistische Übersicht unter Abschnitt *b* S. 501. Im übrigen gelten die bei der dorsoventralen Seitenmuskulatur des Metathorax gegebenen Ausführungen (S. 753, Bd. C) als Voraussetzung, sowie die in diesem Kapitel für den Prothorax unter 1 (S. 503) einleitend gegebene allgemeine Übersicht über die veränderten Anschauungen.

Die Kategorie dieser Muskeln tritt in allen Segmenten entsprechend der medialen Dorsoventralmuskulatur in einer vorderen episternalen und in einer hinteren epimeralen Gruppe auf. Während die episternale Gruppe in den flügeltragenden Segmenten infolge der Teilmechanismen des Flügels dadurch reichlich differenziert ist, daß sich die Beinmechanik von der Flügelmechanik mit je eignen Muskeln unabhängig macht, bleibt die Muskulatur im epimeralen Bezirk einfach und ist durch den

gleichzeitig als Bein- und Flügelmuskel funktionierenden *ldvm2* (138, *pm6*) vertreten.

Anders ist es im Prothorax: Infolge der räumlichen Beschränkung des schmalen episternalen Bezirks auf die Pleurallamelle und infolge des Fortfalls der Flügelmechanik fehlen die auf diese Beziehungen gegründeten, sogenannten sekundären Dorsoventralmuskeln *ldvm1* als Trochantinmuskeln im vorderen Episternalbezirk und *ldvm1a* als spezieller Flügelmuskel und Abkömmling des vorigen (*pm1* u. *2*). Es bleiben also nur die beiden primären Beinmuskeln der episternalen Region *ldvm4* als Hüftmuskel (137, *pm4*) und *ldvm3* als Trochantermuskel (136, *pm4a*) in ihrer typisch dorsoventralen Lagerung erhalten. Sie sind dem meso- und metathoracalen homolog. Die nebensächliche Bedeutung des letzteren Muskels, des Trochantermuskels *ldvm3* in den flügeltragenden Segmenten für die Flügelbewegung wurde gerade durch den Vergleich des Imaginalbefundes mit dem Stadium 1 erkannt und betont (vgl. Bd. C, S. 797). Hier im Prothorax behält er seine dem *ldvm4* (*pm4*) tergal eng benachbarte, aber infolge der Beinkinematik mit ihren verschieden gerichteten Zugwirkungen gesonderte Lage bei, während er sich in den flügeltragenden Segmenten nachembryonal von ihm etwas mehr entfernt. Er entspricht um so mehr dem meso- und metathoracalen episternalen Trochantermuskel, als eine Verstärkung der episternalen Beinmechanik im Prothorax nicht vorliegt, im Gegenteil dieselbe eingeschränkt ist. Seine Neubildung wäre daher auch dann nicht nötig, falls er etwa, als Abkömmling des *dvm5* aufgefaßt (vgl. die Auffassung von 1905), fehlen würde. Dementsprechend ist also die 1905, S. 435, letzter Absatz, gegebene Darstellung zu ändern.

Im epimeralen Bezirk hingegen ist der im Meso- und Metathorax einheitliche seitliche Dorsoventralmuskel vielteilig geworden, auf Grund der im epimeralen Prothorax verstärkten Beinmechanik. Die Vermehrung dieser Muskulatur um einen epimeralen Trochantermuskel *ldvm2a* (*pm6a*) entspricht der gleichartigen Vermehrung der epimeralen echten Dorsoventralmuskulatur um einen Trochanteranteil *dvm8* (135). Der verstärkten epimeralen Beinmechanik entspricht die wiederholte Zerlegung auch innerhalb dieser Muskeln.

Im übrigen sei auf die 1905, S. 435—437, gegebene Darstellung verwiesen, da die dort gemachten Angaben über die Verteilung der Trochantermuskulatur sowie die Anschauung von der Verdrängung des tergalen Bezirks durch die tergalen Seitenteile nach wie vor bestehen — mit der Voraussetzung, daß die dorsoventrale Natur der

langen Seitenmuskeln jetzt eben von vornherein annehmbar ist. Veränderte Anschauungen betreffen die Deutung des langen Trochanterseitenmuskels *ldvm3* (*pm3*) und die Unannehmbarkeit einer Verlagerung der dorsoventralen *ldvm2* und *2a* (*pm6* u. *6a*). Unter denselben veränderten Gesichtspunkten gelten die Ausführungen 1905, S. 469—471 (vgl. auch Bd. C, S. 771f., unten u. 797).

Unterbrochene Seitenmuskeln und intratergale Muskeln.

Hinsichtlich der 1905 für die Imago gegebenen Darstellung sind Zusätze erforderlich geworden: Es wurde nämlich eine Reihe neuer Muskeln aufgefunden, welche sämtlich im ersten Stadium funktionskräftig ausgebildet sind, in der Imago aber sehr erhebliche Rückbildungserscheinungen von ganz verschiedener Art zeigen. Es sind dies: Ein Befestigungsmuskel für die Basis der Pleurallamelle *Ipm15* (144), ein Lateralmuskel in der epimeralen Region *I ltm16* (145) mit nicht näher zu bezeichnender, spezieller Funktion, ein sehr langer und dünner Seitenmuskel *I pm17* (146) mit gleichfalls nicht völlig klar erkennbarer, spezieller Funktion, ferner eine Gruppe von Muskelfasern am Grunde der beiderseitigen Lamellen des Halsschildseitenlappens *I bsm18* (149).

Im Vergleich des ersten Stadiums mit der Imago weist die Rückbildung dieser Muskeln während der nachembryonalen Metamorphose ohne Zweifel auf ihre besondere Bedeutung für jene kinematischen Vorgänge im Übergangszustande des ersten Stadiums hin, welche ganz allgemein zusammengefaßt werden können als Vorgänge der Sprengung der Eischale und der ersten Häutung, der Embryonalhäutung: Erst nach Ablage der Embryonalhaut ist das Tier aus seiner Embryonallage befreit und zur Herstellung der Normallage mit den typischen Lagebeziehungen der Segmentteile und Extremitäten zueinander fähig. Diese Vorgänge sind mit tiefgreifenden Formveränderungen verbunden, denen neben der großen Zahl nachweisbar beteiligter Muskeln — z. B. der dorsalen Längsmuskeln *O dlm* und eines Teiles der *I dlm* — gewiß auch diese Seitenmuskeln dienen. Ganz leicht verständlich in dieser Hinsicht ist die bereits erwähnte kinematische Bedeutung des Basalmuskels der Pleurallamelle *I pm15* (144), der Basalmuskeln der Halsschildduplikatur *I bsm18* (149), verständlich auch in diesem Zusammenhange die Bedeutung des Lateralmuskels *Iltm16* (145). Auf die mutmaßliche Deutung des merkwürdigen Begleitmuskels der Pleurallamelle *Ipm17* (146) als ein Muskel, welcher mit den Vorgängen der medianen Konzentration des durch die Ver-

größerung der Seitenteile verdrängten medialen Tergits verbunden ist, sei hier besonders verwiesen. Sie alle dienen somit der Herstellung und Sicherung der Lagebeziehungen von Teilen zueinander, deren Beziehungen bis zum Normalzustand des ersten Stadiums großen Veränderungen unterliegen. Ihr Fortbestand jedoch auch noch in der Imago im Unterschied von so vielen Muskeln, welche nach dem Übergangszustand des ersten Stadiums völlig verschwinden, läßt darauf schließen, daß ihnen auch noch in der Imago eine Bedeutung zukommt, welche vielleicht auf Teilmechanismen der Stabilisierung und einer innerlich elastischen Verbindung von Bezirken beruht, die im übrigen äußerlich zueinander unbeweglich sind.

Es treten also in der Ausbildung der unterbrochenen Seitenmuskulatur in biologisch-kinematischer Hinsicht bemerkenswerte Verschiedenheiten der beiden Stadien zutage.

Die übrige sternalpleurale und tergalpleurale Muskulatur kehrt in der von der Imago bekannten Weise wieder; es sei daher auf die Darstellung 1905, S. 437, auch in ihrer Geltung für das erste Stadium, verwiesen. In Anknüpfung aber an den für die flügeltragenden Segmente durchgeführten Unterschied zwischen echten tergalpleuralen, den tergalpleuralen Muskeln im Abdomen vergleichbaren und sogenannten intratergalen Muskeln von topographisch tergalpleuralem Verhalten (vgl. Metathorax, S. 806 ff.) sei hervorgehoben, daß echte tergalpleurale Muskeln, deren Stellung dem in den übrigen Segmenten angetroffenen morphologischen Verhalten entspricht, im Prothorax nicht vorzukommen scheinen. Das Fortbestehen der intratergalen Muskeln, *pm9—13*, fällt zusammen wie im Meso- und Metathorax mit dem Fehlen eines dorsalen Längsmuskels *dlm5* im pleurotergalen Seitenteil des Tergits; das Fehlen der echten tergalpleuralen Muskeln trifft zusammen mit der im Prothorax ganz besonderen Rückbildung der Pleurenregion und der thoracalen Seitenwand. Wenn für den *I pm17* (146) und den Lateralmuskel *I ltm16* (145) etwa noch von einem allgemeinen Vergleich mit der echten tergalpleuralen Muskelkategorie die Rede sein könnte, so fällt die Möglichkeit des Vergleichs im einzelnen mit den Muskeln dieser Kategorie im Abdomen und in den flügeltragenden Segmenten gänzlich hinweg. Diese Muskeln, ganz besonders aber *I pm15* (144) und *I bsm18* (149), zeigen an, daß je nach kinematischen Anforderungen Muskeln, bzw. muskulöse Elemente spontan als Neubildungen auftreten, welche sich keiner Kategorie fügen; durch diese Tatsache wird das Bedürfnis eingeschränkt, das in der allgemeinen Verteilung der Muskeln er-

kannte morphologische Grundprinzip überall und um jeden Preis durchführen zu müssen.

Die Stigmenmuskulatur (vgl. 1905, S. 437).

Durch Auffindung eines neuen Stigmenmuskels *I stm2* (148) im Stadium 1 und in der Imago erhöht sich die Zahl der Stigmenmuskeln auf zwei getrennt verlaufende Muskeln, die sich in beiden Stadien gleichen. Der Mechanismus des Stigmenverschlusses weicht durch diese neue Einrichtung von den im Abdomen und im Mesothorax angetroffenen Mechanismen ab; beide Muskeln können ihrer morphologischen Stellung nach als den sternalpleuralen ähnliche Muskeln, speziell mit den mesothoracalen, aber nur ganz im allgemeinen mit den abdominalen *stm* verglichen werden, vgl. S. 471.

Die sternale Muskulatur (vgl. 1905, S. 438).

Die Zahl der sternalen Muskeln ist vermehrt durch einen neu aufgefundenen Muskel *I srm8* (156), dessen eigentümliches Verhalten hinsichtlich seines Verlaufs und seiner Bedeutung noch der Aufklärung bedarf (vgl. S. 500).

Im übrigen sei auf die für die Imago festgestellten Tatsachen verwiesen, da die im Stadium 1 angetroffenen Verhältnisse denen der Imago ganz auffallend gleichen. Diese Tatsache kann benutzt werden als Hinweis darauf, daß im Prothorax augenscheinlich die Trennung der auf den intersegmentalen Mechanismus bezogenen Muskelelemente soweit vorgeschritten ist, daß keine Wechselwirkung mehr zwischen diesem intersegmentalen Mechanismus und der Beinbewegung besteht, im Gegensatz besonders zum Mesothorax, wo ein Vicariieren einzelner Muskeln festgestellt werden konnte. Diese Unabhängigkeit der sternalen Beinmechanik fällt zusammen mit der fast ausschließlichen Bedeutung des segmentalen Prothorax selbst für die Beinmechanik und der damit erfolgten sehr starken Beteiligung dorsoventraler Muskeln an der Beinbewegung, denen gegenüber im Prothorax die sternalen Muskeln nur als Hilfsmuskeln in Betracht kommen. Man darf es auf Grund dieser Tatsachen wohl aussprechen, daß in den flügeltragenden Segmenten nicht allein in dem reichlichen Auftreten sternaler Beinmuskeln an sich, sondern auch in der weiteren nachembryonalen Ausgestaltung dieser Beinmuskulatur nach Zahl und nach Kraftwirkung die Tendenz ausgedrückt ist, den Flügelmechanismus, d. h. die dorsoventralen Flügelmuskeln von den Aufgaben der Beinbewegung zu befreien. So tritt in dieser kinematischen Hinsicht eine Divergenz beider Segmentarten auf in folgender Weise: In den flügeltragenden Segmenten be-

ginnt im Stadium 1 die Beinmechanik mit einer vielleicht annähernd gleichwertigen Beteiligung dorsoventraler und sternaler Beinmuskeln, da zunächst keine Flügelbewegung vorliegt. Nachembryonal emanzipiert sich die dorsoventrale Flügelmuskulatur von der Beinbewegung, während im gleichen Maße die sternale Muskulatur an Bedeutung gewinnt. In der thoracalen Seitenwand trifft das nur in der episternalen Region durchgeführte Auftreten von Muskeln, welche von der Flügelbewegung gänzlich befreit sind und dieselbe auch ihrerseits nicht störend beeinflussen, nämlich das Auftreten der dorsoventralen Seitenmuskeln *ldvm4* (*pm4*), zusammen sowohl mit der Rückbildung der ventralen Längsmuskeln des Hüftrandes *vlm2a* + *b*, als auch mit dem Mangel sternaler *bm*-Beinmuskeln am episternalen Hüftrande. Im Prothorax hingegen gewinnt bei dem Mangel der Flügelmechanik die dorsoventrale Muskulatur nach Zahl, nach Auftreten von Teilkräften und nach Massenentwicklung eine derartig vorherrschende Bedeutung, daß die tergalen Seitenteile sich mächtig entfalten und daß die sternale Beinmuskulatur — in ihren morphologischen Grundzügen zwar vertreten — nicht zu weitgehender Differenzierung und Massenzunahme gelangt. Während letztere in den flügeltragenden Segmenten zur wesentlichen Beinmuskulatur wird, ist sie hier im Prothorax eine Hilfsmuskulatur für die mit bedeutend erhöhten Anforderungen an die Dorsoventralmuskulatur verbundene Beinmechanik, welche innerhalb der Ordnung der Gradflügler bekanntlich weiterführt zur Ausbildung von Grabbeinen bei der Maulwurfsgrille (vgl. 1904, S. 297 u. Bd. C, S. 597).

Hiermit stimmt es überein, daß nachembryonal Änderungen — auch der ventrale Längsmuskel *Ovlm2a* + *b* (158) ist sehr schwach ausgebildet — nicht mehr eintreten, da Beziehungen der Beinmuskeln zum intersegmentalen und zum Flügelmechanismus fehlen, von dem sternalen Beinmuskel *I bm1* abgesehen, dessen Fasern sich verlängern.

Die Unabhängigkeit schließlich der segmental beschränkten Mechanismen im Prothorax, eben der Beinbewegung, von den intersegmentalen Mechanismen ist bereits 1905, S. 432, unter b und S. 439, Absatz 3, betont worden: Sie tritt also nicht nur in der Ausgestaltung eines besonderen episternal-sternalen Bezirks, des Sternellum hervor, sondern auch bei dem Vergleich der Imago mit dem Stadium 1 in der Gleichheit der sternalen Beinmuskulatur. Andre Erklärungsgründe scheinen nicht möglich zu sein zur Deutung der Tatsache, daß gerade in dem durch hohe Anforderungen an die Beinmechanik charakteri-

sierten Prothorax die sternalen Beinmuskeln durch ihre schwache Entwicklung so sehr auffallen.

Die Wechselwirkung aller dieser Verhältnisse ist eine so vielseitige, daß der Hinweis allein auf diese Gedankengänge an dieser Stelle genügen muß.

3. Zusammenfassende Vergleichung der aus der Betrachtung des Prothorax im 1. Stadium gewonnenen Ergebnisse mit den imaginalen Zuständen hinsichtlich Skelet und Muskulatur.

Um ein abschließendes Urteil für den Prothorax zu erhalten, vereinigen wir nunmehr die aus der Betrachtung der einzelnen Muskelkategorien gewonnenen Ergebnisse nach jenen allgemeinen Gesichtspunkten, welche bereits bei der Betrachtung jener Kategorien vielfach wiederkehrten. Dies betrifft hauptsächlich dreierlei Fragen:

1) Die Frage, ob und in welcher Weise begründet im ersten Stadium ein primärer Befund zum Ausdruck kommt.

2) Die Frage nach den kinematischen Vorgängen, in deren Zusammenhang der Prothorax seine charakteristische Ausgestaltung gegenüber den flügeltragenden Segmenten erhalten hat, und welche Wandlungen hierin im Verlaufe der nachembryonalen Entwicklung eintreten.

3) Die Frage nach dem Verhältnis der Beinmechanik zur Flügelmechanik, soweit sie in den Lagebeziehungen der tergalen Ursprungsstellen und in der Zerlegung selbst der dorsoventral verlaufenden Muskeln zum Ausdruck kommt. Es ist dies die Frage, ob in dem Auftreten und in der Anordnung der dorsoventralen Muskeln im Prothorax und auch im Meso- und Metathorax des Stadium 1 ein Hinweis auf Anfänge der Flügelentwicklung liegt; sie erhält gerade durch die Verhältnisse im Prothorax eine gewisse Klärung.

Diese Gesichtspunkte sind zum Teil schon ausführlich erörtert worden; sie werden daher nunmehr nur noch zusammengestellt mit dem Hinweis auf jene Erörterungen (vgl. im Metathorax, Bd. C, S. 746f, bes. S. 748ff, ferner S. 776, 784ff und später S. 632f).

1) Darauf, daß im Übergangszustande des ersten Stadiums die Verteilung der Muskeln der allen Segmenten gemeinsamen primären Grundlage näher kommt als in der Imago, weist die Anordnung der seitlich-dorsalen Längsmuskeln *I dlm3a* und *I dlm3b* (128, 129) sowie das typische Auftreten eines medianen, einfach intersegmentalen Längsmuskels *I dlm1a* (127).

Der der Imago in der dorsalen und ventralen Längsmuskulatur typische gekreuzte Verlauf der Muskeln und Muskelfasern kommt erst nachembryonal zur Durchführung.

Insbesondere entspricht dem primären Auftreten der dorsalen Längsmuskeln die noch breite Ausbildung der tergalen Mittelregion im ersten Stadium, während nachembryonal durch die Verlagerung der intersegmentalen Dorsoventralmuskeln der Halshautregion, besonders aber durch die Verlagerung der seitlich-dorsalen Längsmuskeln medianwärts eine Konzentration und Verkleinerung des tergalen Mittelfeldes zugunsten der lateralen Seitenteile herbeigeführt wird. Kinematisch begründet sind diese Vorgänge durch das Nachlassen gewisser intersegmentaler Bewegungserscheinungen im Übergangszustande des Stadium 1 und durch die dorsoventrale Beinmechanik, vgl. S. 511, 523.

2) Hinsichtlich der kinematischen Wechselbeziehungen innerhalb des Prothorax ist zwischen den räumlichen Gegensätzen und den zeitlichen Gegensätzen dieser Erscheinungen zu unterscheiden.

Bei der räumlichen Betrachtung tritt ein Gegensatz a. der Beinmechanik zur intersegmentalen Mechanik gemäß der Längsrichtung des Tieres, b. der dorsalen intersegmentalen Bewegungserscheinungen im Unterschied von den ventralen hervor. Wir betrachten diese Verhältnisse gemäß den Befunden an der Imago.

ad a. Die intersegmentalen Bewegungserscheinungen treten ventral durch Ausbildung eines gesonderten, für sich beweglichen epimeralen Sternits, sternellum, hervor und spiegeln sich in der besonders reichlichen Differenzierung der ventralen Längsmuskulatur, besonders auch der von der unpaaren Apophyse ausgehenden. Von ihnen unabhängig vollziehen sich die segmentalen Bewegungserscheinungen der Beinbewegung, die — im Unterschiede von den flügeltragenden Segmenten — hauptsächlich an dorsoventrale, weniger an sternale Muskeln anknüpft. Die besonders mächtige Entwicklung der hinteren, der epimeralen Dorsoventralmuskeln *ldvm 2* und *2a*, ferner die Ausbildung je eines Trochantermuskels aus der Kategorie der medialen *dvm* und lateralen *ldvm*-Dorsoventralmuskulatur stehen in auffallendem Gegensatze zur Rückbildung der schmalen episternalen Region. Diese Muskelentwicklung steht im Zusammenhang mit der mehr nach hinten gerichteten Bewegung der Beine und — als ihrer Folgeerscheinung — mit der mächtigen Entwicklung der Seitenteile des Halsschildes und der medianwärtigen Einengung des medianen Tergalbezirks. Es läßt sich erwarten, daß diese Vorgänge bei der Maulwurfsgrille im höchsten Maße gesteigert auftreten.

Tergal ist die Sonderung der intersegmentalen Kräfte von den segmentalen durch die Verlagerung der seitlichen dorsalen Längsmuskeln in medialer Richtung erfolgt.

ad b. Die intersegmentalen Beziehungen des Prothorax sind tergal und sternal ganz verschieden geartet. Im sternalen Bezirk zeigt die Gliederung des Skelettes und der Muskulatur zwar eine gewisse Beweglichkeit; aber dessen ungeachtet doch wieder eine Stetigkeit und Festigkeit, die durch die Zahl und den gekreuzten Verlauf der kräftigen ventralen Längsmuskeln gewährleistet wird.

Tergal hingegen ist die intersegmentale Beweglichkeit in der Form einer sehr weitgehenden Lockerung und allseitig freien Beweglichkeit besonders gegen die Nackenhaut hin ausgestaltet. Das sind Zustände, die in der Rückbildung des medianen dorsalen Längsmuskels *I dlm 1a* (127), in der zunehmenden Bedeutung der Rotatoren *O ism* (169, 170) und in dem eigentümlichen Verhalten der weit nach hinten übergreifenden dorsalen Längsmuskeln der Halshaut, also in der Ausbildung langsegmentaler *O dlm 1* (163) und doppelt intersegmentaler *O idlm 2* (164) Muskeln zum Ausdruck kommen. Es ist hiermit ein Prinzip verwertet, welches überall dort zutage tritt, wo in intersegmentalen Bezirken ausgiebige oder vielseitige Bewegungserscheinungen auftreten. Beispiele dafür waren bereits die metathoracale ventrale Längsmuskulatur *III ivlm 1* (45), der abdominale Längsmuskel *II ivlm 3* (19). Beispiele für diese kinematische Beziehung bieten ferner in reichem Maße andre Insektengruppen, z. B. die Ephemeriden (vgl. Dürken, 1907), die Myriapoden und andre, zumal in homonom segmentierten Körperstrecken (S. 505, 509, 532, 571; Bd. C, S. 703, 739).

Bei einer zeitlichen Betrachtung dieser Beziehungen kommt man auf die Unterschiede zwischen dem Übergangszustande des ersten Stadiums und der Imago zu sprechen.

Den Vorgängen des Schlüpfens aus dem Ei und der Ablage der ersten Embryonalhaut, ferner den Vorgängen, welche die Herstellung der Normallage der Teile herbeiführen, dienen besondere Muskeln, welche danach teils zugrunde gehen, teils in rückgebildeten Zustande oder auch unter Funktionswechsel — *I dlm 1a* (127) — erhalten bleiben. Die bei der Befreiung aus der Embryonallage in Betracht kommenden intersegmentalen Bewegungserscheinungen bestehen in dem abwechselnden fernrohrartigen Zusammenziehen und Auseinandertreten der Segmente in der Richtung der Längsachse des Tieres und in Biegungen; sie erfordern bedeutende, innerhalb kurzer Strecken wirksame, präzise Muskelkräfte. Dem entsprechen besonders kräftige, später in ver-

schiedenem Grade rückgebildete, einfach intersegmentale dorsale und ventrale Längsmuskeln.

Zur Herbeiführung der Normallage der Teile, d. h. des Normalzustandes des Tieres dienen im Übergangszustande des Stadium 1 außerdem noch in verschiedener Weise jene bereits besprochenen unterbrochenen Seitenmuskeln.

Anderer Art sind die nachembryonalen intersegmentalen Bewegungserscheinungen im Normalzustande, die nach dem Übergangszustande des Stadium 1 auftreten. Die Normallage ist dann durch die Ausgestaltung der festen Chitinteile gesichert. Die in der Längsrichtung des Tieres erfolgenden intersegmentalen Bewegungserscheinungen treten zurück gegenüber den Bewegungen des Beugens und Streckens und den Drehbewegungen, besonders im Bereich der Halshaut. Dem entsprechen die Rückbildungserscheinungen in der dorsalen und ventralen Längsmuskulatur, die Verstärkung der typisch-intersegmentalen *ism*-Dorsoventralmuskeln und der gekreuzte Verlauf der dorsalen und ventralen Längsmuskeln, ferner die besondere Anordnung der lateralen dorsalen Längsmuskeln in der Medianlinie, worin die Konzentration der Tergalbezirke medianwärts kinematisch zum Ausdruck kommt (S. 511, 521, auch S. 566, 573).

3) Hinsichtlich der zwischen Flügel- und Beinmechanik bestehenden Beziehungen interessiert die Frage, ob das fast vollzählige Auftreten der typischen Dorsoventralmuskeln, sowie ihre typischen Lagebeziehungen in dem tergalen Ursprungsbezirke mehr im kinematischen Sinne ein Ausdruck von Folgeerscheinungen der Beinmechanik seien, oder ob diese Dinge im morphologischen Sinne als ein Hinweis auf die Flügelanlage aufgefaßt werden dürfen, in doppelter Beziehung:

a) Einmal, wie die Lagebeziehungen der lateralen und medialen Dorsoventralmuskeln in den flügeltragenden Segmenten des ersten Stadiums aufzufassen sind; denn aus der Beantwortung dieser Frage ergeben sich Anhaltspunkte für die Natur und für das zeitliche Auftreten der Flügelanlage auch in phylogenetischem Sinne. Diese Frage ist bereits ohne eingehendere Berücksichtigung des Prothorax bei Betrachtung der flügeltragenden Segmente besprochen und zu einem gewissen Abschluß gebracht (vgl. Bd. C, S. 746 und 751).

b) Sodann ergibt sich aus der Beantwortung dieser Frage für den Prothorax die Möglichkeit der Entscheidung, ob dort auf die Anlage von Flügeln gerichtete Entwicklungsvorgänge zum Verschein kommen, und in welchem Grade dies geschieht. Besonders aber läßt sich ein in dieser Hinsicht am Prothorax gewonnenes Er-

gebnis zur Unterstützung der Anschauungen über die Verhältnisse in den flügeltragenden Segmenten indirekt verwerten (S. 514).

Zunächst sei die letztere Frage besprochen.

Schon in den flügeltragenden Segmenten wurden Muskeln gefunden, welche bei gemeinsamen Ansatzstellen in gleichen, mit gleichen Aufgaben verbundenen Endbezirken dennoch eine Trennung in den Ursprungsstellen der Teilbündel bzw. der Teilmuskeln zeigten, ohne daß in diesem Ursprungsbezirke mit besonderen Aufgaben für einen dieser Teilmuskeln verbundene Teilmechanismen auftraten. Solche Muskeln sind z. B. die seitlichen langen Hüftmuskeln *II, III ldvm4* (62, 99) und einige sternale Beinmuskeln *bm*. Etwas anders geartet, aber ähnlich verwertbar ist die Zerlegung der ventralen Längsmuskeln in gekreuzte Teilbündel. Die tergale Trennung der übrigen meso- und metathoracalen Muskeln aber konnte bereits auf die Anfänge der Flügelentwicklung bezogen werden.

Im Prothorax fällt der Gesichtspunkt der Flügelmechanik für die tergale Sonderung der dorsoventralen Muskeln hinweg, und es liegt daher nahe, die Zerlegung der meisten Muskeln auf die Anforderungen der Beinmechanik ausschließlich zurückzuführen. Ganz allgemein wichtig hierfür wird die Feststellung, daß gegenüber den flügeltragenden Segmenten im Pronotum zumal, auch im Stadium 1, die Zerlegung der Muskeln in Teilmuskeln in gesteigertem Maße auftritt, daß also im Prothorax das Auftreten von Teilmuskeln ein ganz allgemeiner Charakter der dorsoventralen Beinmuskulatur als solcher ist, auch ohne daß eine kinematische Bezugnahme auf Flügel vorliegt. Diese Voraussetzung darf also zunächst für alle drei Thoracalsegmente gelten, wie ja auch im ersten Stadium der Mangel der Flügelmechanik die drei Segmente gleichartig charakterisiert.

Im Prothorax tritt die Bildung von Teilmuskeln zunächst in einer den flügeltragenden Segmenten ähnlichen Weise auf, und es darf wohl angenommen werden, daß der mediale Teilmuskel z. B. des vorderen Dorsoventralmuskels *I dvm 6* dem Flügelmuskel *dvm1*, der hintere dorsoventrale Teilmuskel *I dvm3 + 4*, dem *dvm3 + 4* der flügeltragenden Segmente entspricht (S. 488; Bd. C, S. 784 ff.).

Darüber hinaus aber treten Teilungen ein, u. a. z. B. des hinteren Dorsoventralmuskels *Idvm2* selbst, eines in den flügeltragenden Segmenten einheitlichen Muskels. Mehr beweiskräftig noch als der Teilmuskel des vorderen Dorsoventralmuskels *Idvm6 + 1* (131) scheint in dieser Hinsicht das gesonderte Auftreten eines medialseitlichen hinteren Dorsoventralmuskels *Idvm3 + 4* zu sein, da er charakteristi-

scher gesondert auftritt als jener: Wäre die Existenz eines *dvm3+4* allein auf die mit Flügelbildung verknüpfte morphologische Grundlage gegründet, so müßte er im Prothorax mit dem *dvm2* einheitlich auftreten. Das Auftreten aller typischen Dorsoventralmuskeln in den drei Thorakalsegmenten scheint also durch die Beziehungen zur Beinmechanik genügend erklärt.

Anderseits sind die Lagebeziehungen der tergalen Ursprungsstellen der prothoracalen Muskeln und Teilmuskeln andere als in den flügeltragenden Segmenten. Die in den letzteren schon im Stadium 1 so typischen Lagebeziehungen, welche den imaginalen gleichen und auf die Anforderungen der erst später auftretenden Flügelmechanik so charakteristisch hinweisen, fehlen im Prothorax. Es ist nicht anzunehmen, daß diese Verschiedenheit allein mit verschieden gerichteten Zugwirkungen innerhalb der Beinmuskeln in den drei Segmenten erklärt werden darf; denn die Lagebeziehungen sind im Meta- und Mesothorax trotz der verschiedenen Beinmechanik mindestens sehr ähnlich. Der Nachweis dieser Annahme wird nicht möglich sein; aber man darf wohl trotzdem auch nach Vergleich mit dem Prothorax die charakteristische Anordnung der tergalen Ursprungsstellen in den flügeltragenden Segmenten mit der Anlage von Flügeln in Verbindung bringen (vgl. S. 751, Bd. C). Daß anderseits die Teilungserscheinungen innerhalb der prothoracalen Muskulatur einen Hinweis auf die Flügel enthalten könnten, wird noch unwahrscheinlicher angesichts der Tatsache, daß die in den flügeltragenden Segmenten für den Flügel typischen lateralen Dorsoventralmuskeln *ldvm1* und *1a* in der episternalen Region völlig fehlen, und nur noch die beiden primären Stamm-Muskeln vorhanden sind, von denen dem Trochantermuskel schon im Meso- und Metathorax eine nur nebensächliche sekundäre Bedeutung für den Flügel zukam.

Es ist demnach kein Grund zu der Annahme vorhanden, daß in der tergalen Muskelverteilung des Prothorax ein Hinweis auf die Anlage von Flügeln enthalten sei; die Differenzierung und Anordnung der prothoracalen dorsoventralen Muskeln folgt eignen, mit der Beinmechanik verbundenen Gesetzmäßigkeiten. Anderseits darf die typische Anordnung und — gleichfalls im Unterschiede vom Prothorax — die so gut umgrenzte charakteristische Form der dorsoventralen Muskeln im Meso- und Metathorax schon im Stadium 1 als ein Hinweis auf die Anlage von Flügeln aufgefaßt werden. Wenn auch hiermit die wesentlichen Merk-

male und Vorbedingungen der Flügelmechanik des fertigen Insektes schon ausgestaltet sind, so ist hiermit dieser Entwicklungsprozeß noch nicht abgeschlossen: Es wurde bereits bemerkt (Bd. C, S. 751, 783), daß dieser Entwicklungsprozeß in der nachembryonalen Entwicklung noch weiter geht, sowohl in der Ausgestaltung der Muskulatur selbst (S. 626; Bd. C, S. 745, 798, 810), als auch hinsichtlich der Beziehungen zu den andern Muskelkategorien (S. 474f., 519. 662).

Anderseits kommt im Prothorax jene Vorstufe der Verteilung dorsoventralverlaufender Beinmuskeln zum Ausdruck, an welche bei einer phylogenetischen Betrachtungsweise die Anknüpfung der Flugbewegung gedacht werden kann. Es ist jene Vorstufe, welche auch in den flügeltragenden Segmenten des ersten Stadiums — wenn man einmal absieht von den für die Flügelbewegung charakteristischen Lagebeziehungen der tergalen Ursprungsstellen der Muskeln — verwirklicht sein würde. In welcher Weise sich diese Lagebeziehungen und die Form der Muskeln in den flügeltragenden Segmenten darstellen würden, falls in ihnen kein Hinweis auf die Bildung der Flügel enthalten wäre, läßt sich zunächst nicht angeben, auch nicht durch einen Vergleich mit dem Prothorax ermitteln. Denn der Prothorax ist in dieser Beziehung hinsichtlich des Tergits einseitig abgeändert, und in spezieller Richtung weiter gebildet unter dem Gesichtspunkte erhöhter Beinmechanik, welche durch die besondere Beteiligung der dorsoventralen Seitenmuskeln zur Vorherrschaft der tergalen Seitenregion führt.

Den besten Aufschluß hierüber wird vielleicht noch eine vergleichende Untersuchung geben, welche sich einerseits auf ein primär flügelloses Insekt und anderseits auf zwei Typen von epimorphen Insekten erstreckt, von denen eines noch rückgebildete Flügel besitzt, das andre aber sekundär völlig flügellos ist.

Diese Angaben mögen zur Beantwortung der Frage nach dem Grade der Flügelentwicklung, der in den flügeltragenden Segmenten im Stadium 1 schon erreicht ist, hinsichtlich der dorsoventralen Muskulatur zunächst genügen.

Zugleich ist aber auch damit eine Beantwortung der Frage nach der Art der Flügelentwicklung — auch im phylogenetischen Sinne eingeleitet. Zeigt doch die Schwierigkeit und Komplikation, ja die Bedingtheit aller unsrer Überlegungen den innigen, kaum getrennt zu betrachtenden Zusammenhang zwischen Beinmechanik und Flügelanlage. Eine primäre Zerteilung dorsoventraler Muskeln, welche der in allen drei Thoracalsegmenten beobachteten Differenzierung grundsätzlich ähnlich ist und welcher nur die in den flügeltragenden Seg-

menten beobachtete charakteristische Lagebeziehung fehlt, muß als Vorstufe und Ausgangspunkt der Flügelmechanik gedacht werden. Der Flügel knüpft also sekundär an die gegebene, aus den Beziehungen zur Beinmechanik ausreichend verständliche Muskeldifferenzierung an, und er erscheint als eine Folgeerscheinung derselben im tergalen Bezirk.

Ob die genannte einseitige Entwicklungsrichtung im Prothorax anknüpft an Organisationsgrundlagen, welche aus der Beziehung zu der primären, aber wieder rückgebildeten Flügelanlage oder aus der Tendenz einer Flügelentwicklung zu verstehen sind, ob diese Grundlage daher etwa im Prothorax des Stadium 1 — unter der Annahme, daß in der Imago die Rückbildung schon weiter fortgeschritten ist — noch deutlicher erkennbar ist, als vielleicht in der Imago: das ist wieder eine neue Frage, welche mit der bereits wiederholt von einigen Autoren spekulativ gestellten Frage nach der Existenz eines prothoracalen Flügels zusammenfällt. Daß die Verteilung der dorsoventralen Muskeln der morphologische Ausdruck einer gewissen Richtung der Flügelentwicklung sei, mußte verneint werden. Wir gehen an dieser Stelle auf die ganz allgemeine Fragestellung, die in der üblichen Form als eine für die heute lebenden Insekten übertriebene morphologische Spekulation bezeichnet werden muß, nicht näher ein, um zunächst (vgl. später S. 632) die speziellen Erörterungen über den Prothorax vorläufig abzuschließen, ungeachtet dessen, daß die angestellten Betrachtungen noch erweiterungsfähig wären.

Exakt zu lösen ist die schwierige Frage der Beziehungen zwischen der Bein- und Flügelkinematik wohl überhaupt nicht; sie würde sehr umfangreiche und höchst umständliche Untersuchungen über Einzelheiten der Form und der histologischen Beschaffenheit der Muskeln, ferner Messungen an denselben erfordern, Untersuchungen, die in keinem Verhältnis zu den auch dann immer noch bedingten Ergebnissen stehen.

Abschließend kann gesagt werden: Der Prothorax ist im Vergleich mit den flügeltragenden Segmenten ein Spiegelbild spezieller kinematischer Beziehungen und erläutert dadurch nicht nur die Auffassung der andern Segmente, sondern das Wesen morphologischer Gestaltung bei Insekten überhaupt.

Man könnte z. B. auch die Verteilung der prothoracalen, dorsoventral verlaufenden Muskeln von vornherein als den Ausdruck rein morphologischer Beziehungen ansehen und daraus eine gleichfalls bedingte Betrachtung in diesem Sinne anknüpfen, die sich aber alsbald

in Widersprüche in kinematischer Hinsicht verwickeln würde. Ich möchte es ablehnen, eine solche Betrachtung anzustellen; denn sie stützt sich von vornherein auf unbewiesene Voraussetzungen, und widerspricht einer Überzeugung, welche nach langjährigen, ins einzelne gehenden Untersuchungen unter dem Eindruck der Erkenntnis einer fast ausschließlich nach kinematischen Gesichtspunkten erfolgten Gliederung der als Hautmuskelschlauch bezeichneten Organisationseinheit des Insektenkörpers steht.

F. Die Halshaut, das zweite Maxillensegment *O*[1].

(Der »Microthorax«.)

a. Einzelbeschreibung der Muskeln.

Die Längsmuskulatur.

Die ventrale Längsmuskulatur (vgl. 1905, S. 439).

158) (1905: 134) Musculus ventralis secundus cephalosterni, (»microsterni«), *O vlm2a+b*, intersegmentaler medianpaariger ventraler Längsmuskel (vgl. Textfig. 39ff; Bd. C, Taf. XXf, Fig. 9—13, 24).

Der Muskel gleicht dem imaginalen; er ist bei gleicher, gekreuzter Lage gleichfalls sehr schwach ausgebildet und besteht aus wenigen Fibrillen.

Bei Anwendung starker Vergrößerungen (über 1000) konnte an dem Verlauf einiger Fibrillen die bekannte Gabelung des Muskels an den Trochantin (Nr. 79, 120) und an den Hüftrand festgestellt werden. Seine bereits in der Imago festgestellte schwache Ausbildung im Unterschied von den bedeutend kräftigeren *vlm2* im Meso- und Metathorax ist also schon primär vorhanden; die Rückbildung ist also nicht erst imaginal eingetreten, und die Charakterisierung des Muskels als primär (vgl. 1905, S. 413) ist daher mit Vorbehalt anzuführen.

159) (1905: 135) Musculus ventralis tertius cephalosterni (»microsterni«), *O vlm3*, intersegmentaler, medianpaariger ventraler Längsmuskel (vgl. Textf. 39ff; Bd. C, Taf. XXIf, Fig. 13, 24).

Der schwache Muskel entspricht dem imaginalen Befunde.

Sein Größenunterschied von *O vlm5* (161) ist beträchtlich. Er besteht aus zwei bis vier Primitivbündeln und geht hinten völlig in der Masse des *O vlm5* auf.

[1] Vgl. Textfig. 37—52; Bd. C, Taf. XIXff, Fig. 2—15. 17*a*, 24, 25, 38; Bd. CI. Taf. XXVIff, Fig. 41, 42, 49—52.

160) (1905 : 136) Musculus ventralis quartus cephalosterni (»microsterni«) *O vlm4*, intersegmentaler lateraler ventraler Längsmuskel (vgl. Bd. C, Taf. XXI, Fig. 12—13; Fig. 24—25).

Der nur in der vorderen Ursprungsstrecke platte, im Querschnitt ovale Muskel entspricht dem imaginalen Befunde.

Er ist im Querschnitt nur wenig schwächer entwickelt als der prothoracale *I vlm4* (122). Auch wurde in einem besonderen Falle eine scharfe Zweiteiligkeit des Muskels beobachtet, aber nur in der einen Symmetriehälfte des Tieres. Er verläuft dicht über dem großen Ganglion des zweiten Maxillensegmentes, dem Unterschlundganglion und mit dem folgenden seitlich dicht neben dem Prothoracalganglion.

161) (1905: 137) Musculus ventralis quintus cephalosterni (»microsterni«) *O vlm5*, intersegmentaler lateraler ventraler Längsmuskel (vgl. Fig. wie bei 160).

Er entspricht dem imaginalen Befunde. Auch kreuzt er den vorigen in der 1905 angegebenen Weise. Er erscheint hinten etwas zweiteilig von etwa herzförmigem Querschnitte.

Der Muskel ist gleich kräftig entwickelt, wie der vorige *O vlm4* (160); auch bei ihm wurde bei dem gleichen Tiere auf der gegenüberliegenden Symmetriehälfte eine Neigung zur Zweiteiligkeit in der hinteren Strecke beobachtet. Der gesamte Komplex der beiden lateralen Längsmuskeln ist, im Querschnitt betrachtet, weniger kräftig als der prothoracale; er übertrifft ihn aber bedeutend an Länge.

Die dorsale Längsmuskulatur (vgl. Textfig. 37—49).

Die dorsale Längsmuskulatur bietet einige der interessantesten Erscheinungen, die bei der Untersuchung des ersten Stadiums hervortraten. Es schien nicht zulässig, die im einzelnen vorliegenden Verhältnisse mit einer allgemeinen Charakterisierung abzutun, da gerade die Kenntnis der Einzelheiten für einige Fragen allgemeiner Natur ins Gewicht fällt, z. B. für den Vorgang des Schlüpfens aus dem Ei und für das Abstreifen des Embryonalhäutchens, für die Frage nach den Beziehungen zwischen morphologischer und kinematischer Begründung hinsichtlich des Auftretens von Muskulatur und Skeletteilen, für die morphologische Deutung der Halshautregion, für die Kinematik des Prothorax, für die Art der Rückbildung von Muskeln usw. Ihr wurde daher eine besonders sorgfältige Untersuchung gewidmet.

162) Musculus dorsalis primus a cephalonoti (»micronoti«) embryonalis, *O dlm1a*, einfach intersegmentaler medianpaariger dorsaler Längsmuskel (Bd. C, Tafelfig. 2—6, 25).

Er ist in der Imago nicht vorhanden.

Er entspricht durchaus dem prothoracalen, bis zum Imaginalstadium rudimentär gewordenen *Idlm1a*.

Im Übergangszustand des 1. Stadiums.

Der Muskel entspringt am Oberrande des Hinterhauptsringes medianseitig über dem Dorsoventralmuskel *Odvm2b* (172) und *Odvm2c* (173) oberhalb des Nackensporns (vgl. Textfig. 47—49), mit einem Teile der Fasern an diesem selbst. Er verläuft medial-seitlich der dorsoventralen Muskeln dicht unter der Nackenhaut als sehr kräftig entwickelter Muskel zugleich mit den beiden folgenden Längsmuskeln *Odlm1* (163) und *Oidlm2* (164) nach hinten und setzt in der zum Pronotum führenden Intersegmentalfalte gegenüber dem *Idlm1a* (127) an. Er bildet — als breiter, ziemlich platter Muskel mit beiderseits nach innen umgebogenen, medianwärts übergreifenden Rändern — mit diesen Muskeln eine ziemlich einheitliche Masse von breit elliptischem Querschnitte, welche neben den Längsmuskeln *Odlm5a + b* (166) der kräftigste thoracale Längsmuskel überhaupt ist. Eine mediane Lichtung trennt den Muskel als den dorsalen, bedeutend kräftigeren Teil der Gesamtmasse von den ventral darunter gelegenen *Odlm1* und *2*. Die einzelnen Muskelanteile halten sich im allgemeinen gesondert (vgl. Textfig. 40—48), abgesehen von der vorderen Strecke, wo die Anteile nicht mehr bestimmt zu begrenzen sind. Über seine Beziehung zur Gruppe der dorsalen Hilfsmuskeln (165) vgl. dort S. 541. Der Muskel zeigt die Neigung zum Zerfall in Teilmuskeln:

Ein medialer dorsaler Teilmuskel bildet den oberhalb des Nackensporns zu oberst ansetzenden Teil des Muskels.

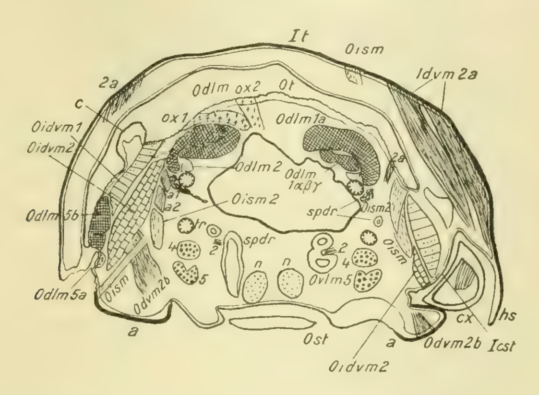
Eine laterale, vom längslaufenden Tracheenstamm dicht begleitete Partie entspringt völlig gemeinsam mit dem ventralen Teilmuskel des *Oidlm2* (164), hält sich sonst aber ziemlich gesondert.

Ein medial-mittlerer Teilmuskel zerfällt alsbald wieder in Teilbündel. Er nimmt nach vorn, wo er mit dem *Odlm1* und dem dorsalen Teile des *Oidlm2* vereinigt ist, an Masse zu und bildet den dicken medialen Teil des ganzen Komplexes der dorsalen Längsmuskeln. Er entspringt mit dem lateralen Teilmuskel am Nackensporn.

Im Normalzustande des ersten Stadiums

ist der einst so mächtige Muskel spurlos verschwunden (vgl. den Zustand Nr. 3, Bd. C, S.609), und der *Odlm1* und der *Oidlm2* (164, 165) verlaufen allein und völlig frei unter der Nackenhaut. In einem alten

Zustande des Stadium 1 tritt zwar der Längsmuskel *O dlm1* an der hinteren Intersegmentalfalte der Nackenhaut mit deren Hypodermis in enge Beziehung; es kann daher vielleicht angenommen werden, daß einige Restfasern des Muskels noch in dem *Odlm1* enthalten sind. Später aber ist auch dies nicht mehr zu beobachten, wie z. B. ein sogar jüngeres Stadium 1 (vgl. Nr. 5, Bd. C, S. 609) zeigt. Der Muskel ist also untergegangen und zwar sehr schnell, im Unterschiede zu anderen der schwindenden Muskeln, von welchen (z. B. von Nr. 165, *O dlm0*, S. 538) Reste noch spurenweise vorhanden sind. Zwischenstufen des



Textfig. 42.

Hinterer Halshautbezirk im späten Übergangszustande des Stadium 1. (21. Schnitt der Serie Nr. 7, vgl. die Erläuterungen auf S. 606ff u. 611.) Das Auftreten des zum größten Teile *b* vergänglichen seitlichen dorsalen Längsmuskels *Odlm5a* + *b* (166) kennzeichnet die gesamte dorsoventrale Muskulatur der Halshaut *dvm*, *ism*, *idvm* als Angehörige der medialen dorsoventralen Kategorie (gelb) — vgl. die *edvm* im Abdomen —, welche in sehr zahlreiche Muskeln zerlegt ist, vgl. S. 569ff. Die Nackenplatte *c*, vgl. 1904, Textfig. 7, S. 443.

Rückbildungsvorganges konnten nicht beobachtet werden, so daß Anhaltspunkte für die Art der Rückbildung fehlen. Im Bereich des ehemaligen Muskels wurden jedoch vor der hinteren Intersegmentalfalte Riesenzellen in der Hypodermis beobachtet.

Die Funktion des Muskels.

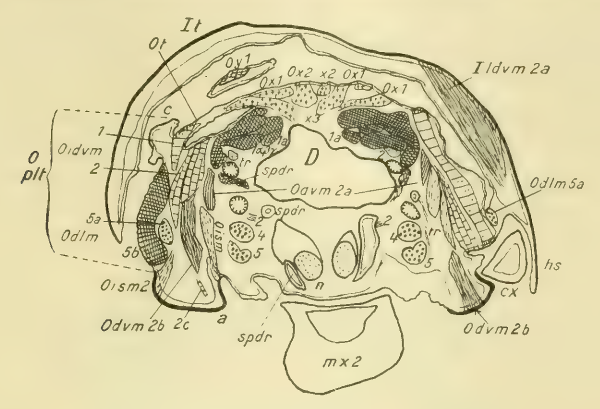
Das primäre Vorkommen dieses Muskels ist in der gleichen Weise zu begründen, wie das Vorkommen des ihm homologen prothoracalen *I dlm1a* (127). Einmal ist er, wie alle einfach intersegmental absetzenden Muskeln, gemäß der für jedes Segment gleichartigen, gegebenen morphologischen Grundlage vorhanden, welche entsprechend den in den jeweiligen Bezirken zur Geltung kommenden kinematischen Beziehungen verwertet wird, d. h. demgemäß also im topographischen Befunde erhalten bleibt oder nicht. Eine kinematische Bedeutung

aber kommt dem Muskel augenscheinlich ausschließlich im Übergangszustande des ersten Stadiums zu; sie ist der zweite Grund dafür, daß er wenigstens noch in diesem Stadium vorkommt. Diese kinematische Bedeutung ist eine doppelte: Einmal erleichtert der Muskel als Häutungsmuskel die Ablage der ersten Larvenhaut, d. i. der Embryonalhülle, einen Vorgang, der auf dem abwechselnden Zusammenschieben und Auseinandertreten der benachbarten Segmente beruht und welcher auf den Bewegungsmechanismus einfach segmentaler, in nicht zu großen Abständen absetzender Längsmuskulatur am besten gegründet scheint. Denn es wird gerade durch solche Muskulatur der freie Spielraum der Segmente gegeneinander eingeschränkt. Der Bestand jeder einzelnen Intersegmentalfalte erscheint durch diese Einschränkung, d. h. durch den antagonistischen Ansatz und die Funktion einfach intersegmentaler Längsmuskeln mehr gesichert, als zwischen weitläufig und locker, mittels doppelt-intersegmentaler Längsmuskeln verbundenen Segmenten. Die Ablage der alten Haut wird dadurch erleichtert, daß jede komplizierte Region über ihre eigne, bestimmt gerichtete und bestimmt wirksame Teilmuskelkraft verfügt.

In dieser Hinsicht sieht man die einfach intersegmentale Muskulatur bei der ersten Häutung zunächst in allen Segmenten gleichmäßig wirksam auftreten. Nachembryonal ist sie aber nur dort erhalten, wo keine anders gearteten, speziellen kinematischen Anforderungen in den nachembryonalen, larvalen Zuständen modifizierend eingreifen. Eine solche Änderung tritt aber nach dem Schlüpfen des Embryo aus dem Ei und der Embryonalhaut (erste Häutung) im Bezirk der Nackenhaut und im dorsalen Prothorax ein: Es ist die Erhöhung des freien intersegmentalen Spielraumes zwischen Kopf und Mesothorax, die Notwendigkeit einer Lockerung der dorsalen Intersegmentalbezirke bei der Nackenbeuge. Man kann es bei lebenden Tieren beobachten, daß diese einen sehr freien Spielraum erfordert, eine ausgiebige Dehnbarkeit, ein Ausgleichen der Intersegmentalfalte, für welche die einfach intersegmentale Längsmuskulatur ein unüberwindliches Hindernis bedeuten würde. Es fällt demnach dieser Längsmuskel *O dlm1* fort, und der prothoracale *I dlm1a*, für welchen die gleiche Begründung gilt, wird im nachembryonalen Larvenleben rudimentär ebenso wie der Ast α des *O dlm1* (163).

Die zweite sehr bedeutsame kinematische Beziehung, welche den Bestand des Muskels im Übergangszustande des Stadium 1 allein erforderlich macht, beruht auf einem mit den Transversalmuskeln

Cm (177) und *Tm* (178), ferner mit den Längsmuskeln *Odlm5a+b* (166) gemeinschaftlichen Antagonismus zu der abdominalen medialen Dorsoventralmuskulatur *edvm* (5, 22; 6, 23; 37, 38), welcher bei der Sprengung der Eischale zunächst in Tätigkeit gesetzt wird. Dieser Antagonismus wirkt nämlich der Kontraktion dieser Muskulatur insofern entgegen, als er den durch diese Muskeln nach vorn vorge-



Textfig. 43.

H i n t e r e r H a l s h a u t b e z i r k i m s p ä t e n Ü b e r g a n g s z u s t a n d e d e s S t a d i u m 1. (19. Schnitt der Serie Nr. 7, vgl. die Erläuterungen auf S. 606 ff u. 611.) Tergal tritt im hinteren Nackenraum (vgl. S. 540) die vergängliche hintere Spezialmuskulatur *OdlmOx* (165) der Nackenblase auf. Die morphologische Bedeutung der Halshaut läßt sich nach dem Auftreten des lateralen dorsalen Längsmuskels *Odlm5a + b* und durch einen Vergleich dieser und der folgenden Fig. 44 mit den Abdominalsegmenten (vgl. Textfig. 12, Bd. C, S. 667) beurteilen. Indem die gesamte Dorsoventralmuskulatur der Halshaut der medialen Dorsoventralmuskulatur *edvm* im Abdomen homolog ist, bezeichnet der Verlauf des *Odlm5a + b* den pleurotergalen Teil *plt* des Tergits. Dieser in beiden Fällen tief hinabreichende Teil — im Abdominaltergit mit dem eutergalen Bezirk zu einer e i n h e i t l i c h e n t e r g a l e n C h i t i n p l a t t e vereinigt —, tritt hier in der Nackenhaut des zweiten Maxillensegmentes, den funktionellen Aufgaben entsprechend, mit dem eutergalen Bezirk als einheitlich w e i c h h ä u t i g e t e r g a l e Region, als Nackenhaut auf. Seitliche Muskulatur fehlt vollkommen, sodaß unter Fortfall der pleuralen Region das Tergit der Halshaut unmittelbar an das Sternit stößt; vgl. hierzu das morphologische Schema 51 (52), Tafel XXIX. — Im Vergleich mit dem Prothorax (vgl. die Erläuterungen zur Textfig. 39, S. 485) tritt für beide Segmente das tiefe Hinabreichen des pleurotergalen Bezirkes zur Anschauung mit dem Unterschiede, daß im Prothorax der *dlm5*, entsprechend der starken Entwicklung der lateralen Dorsoventralmuskulatur *ldvm*, fehlt (vgl. S. 512). Über den Vergleich dieser Verhältnisse mit denen der flügeltragenden Segmente siehe ferner bei den Textfig. 30 u. 31—33, Bd. C, S. 715—719.

preßten Körpersäften den Weg seitlich versperrt. Er verhütet dadurch, daß durch den gewaltigen Druck die Lagebeziehungen der Chitinteile in der vorderen Region gestört, oder daß die Teile auseinander getrieben werden. Zugleich wird dadurch den Körpersäften der Weg dorsalwärts gegen die Nackenhaut zur Ausstülpung der Nackenblase gewiesen. Schließlich vermag der Muskel seine Endbezirke einander zu nähern, wodurch die dem Normalzustande eigne Nackenfaltung

eingeleitet zu werden vermag. Die einzelnen Vorgänge innerhalb dieses Mechanismus sollen indessen später im Zusammenhange betrachtet werden (vgl. S. 639ff.).

163) (1905: 139) Musculus dorsalis primus cephalonoti (nicht mehr: pronoti) (»micronoti«), partim embryonalis, *O dlm1α*, *β*, *γ*, einfach lang-intersegmentaler medianpaariger dorsaler Längsmuskel (vgl. Bd. C, Taf. XIX, Fig. 1ff; Fig. 24, 25).

Er entspricht im allgemeinen den bei der Imago beschriebenen Tatsachen.

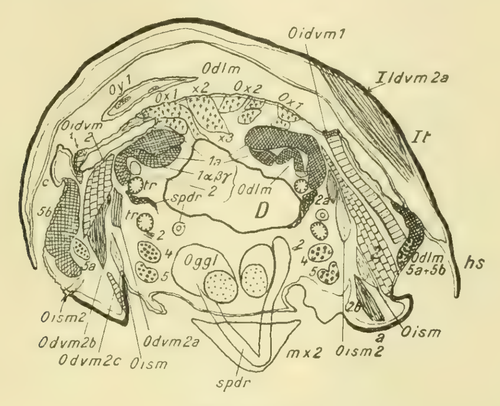
Auch ist er hier relativ ziemlich gleich kräftig; er besitzt jedoch einen neuen, dritten Teilmuskel *O dlm1α*. Demnach gibt er hinten drei Äste ab, von denen der vordere, eben dieser neue Ast *O dlm1α*, innerhalb des ersten Stadiums zugrunde geht, während die beiden hinteren den imaginalen gleichen. Es läßt sich also sagen: Der am Hinterhaupt am Nackensporn entspringende Muskel verläuft mit den übrigen dorsalen Längsmuskeln zunächst gemeinsam nach hinten, wobei er sich aber im Prothorax gesondert hält. Er gibt einen ersten Ast *O dlm1α* an den Vorderrand des Pronotum, einen zweiten hinteren Ast *O dlm1β*, an dessen hintere Hälfte ab und endet selbst als *O dlm1γ* hinter diesem. Der dem imaginalen *O dlm1* entsprechende Anteil des Muskels verläuft — vorn zunächst gemeinsam mit *O dlm1a* und einem Teil des *O idlm2*, aber alsbald für sich unterscheidbar — als ventral-mediale Partie des gesamten Komplexes der dorsalen Längsmuskulatur nach hinten und wird erst hinter dem hinteren Ende des *O dlm1a* völlig frei. Er verläuft alsdann dicht lateral-dorsal über dem Darme, ventral-median vom prothoracalen *I dlm1a* (127) gesondert nach hinten, schließlich tritt er medial von ihm tergalwärts vorbei. Dabei trennen sich beide Teilbündel *β* u. *γ*, die eine lange Strecke bereits innerlich voneinander gesondert verliefen, völlig voneinander. Dabei kommt der laterale *O dlm1β* allmählich dorsal zu liegen. Auch wurde eine asymmetrische Dreiteiligkeit auf der einen Symmetriehälfte des Tieres beobachtet. Sie setzen der Medianlinie nicht so genähert an, wie im Normalzustand des Stadium 1 und in der Imago.

Der vordere Teilmuskel *O dlm1α* sondert sich medianseitig erst bei Eintritt des Hauptmuskels in den Prothorax aus dessen beiden Anteilen *O dlm1β* und *O dlm1γ*; er tritt sofort hinter der zum Pronotum führenden Intersegmentalfalte — zwischen deren beiden, dem paarigen prothoracalen Längsmuskel *I dlm1a* Ansatz bietenden, nach hinten gerichtete Zipfeln hindurch — steil nach hinten und oben an den entfernt über ihm befindlichen tergalen Vorderrand (vgl. Textfig. 40), dicht

medial am *I dlm1a* vorbei. Seine Ansatzstelle befindet sich nicht weit hinter dem Vorderrande des Halsschildes, medial dicht neben dem hinteren Ansatzbezirke des *I dlm3a*, der Anheftungsstelle seines Gegenübers sehr genähert. Er ist normal mittelkräftig und etwa ebenso stark, wie die beiden Teile des Hauptmuskels zusammengenommen.

Normalzustand des Stadium 1.

Von den bei dem Übergange in den Normalzustand eintretenden Veränderungen dieses Muskels interessieren die des ersten Astes *O dlm1a*. In einem sehr alten Normalzustande (vgl. Nr. 3, Bd. C, S. 609) ist dieser vorderste Teilmuskel besonders an seiner Ansatzstelle erheblich dünner



Textfig. 44.

Hinterer Halshautbezirk im späten Übergangszustande des Stadium 1. (18. Schnitt der Serie Nr. 7, vgl. Erläuterungen auf S. 606ff u. 611.) Hierzu die Erläuterungen zur vorigen Textfig. 43 u. 36, Bd. C, S. 725. Sternales Auftreten der Unterlippe, d. i. der Extremität der zweiten Maxille *mx2*, in welcher die paarigen Gänge der Speicheldrüsen *spdr* mittels einer gemeinsamen Strecke einmünden; vgl. Bd. C, Tafel XXIV, Fig. 25.

geworden. Der Hauptmuskel verläuft sodann — mit wenigen Fibrillenbündeln von mittlerer Querschnittsgröße — nach hinten. Die starke Rückbildung des Muskels in den beiden Symmetriehälften ist ungleich (vgl. auch *O dlm1a*). In dem weniger alten Normalzustand Nr. 5 des Stadium 1 (vgl. S. 609) ist der Ast *O dlm1a* gänzlich rückgebildet; Andeutungen der ehemaligen Verbindung mit dem Tergit sind in der dorsalen unregelmäßigen Begrenzung des *O dlm1* an der betreffenden Stelle erkennbar. Ferner bemerkt man innerhalb des *O dlm1* eine gewisse Dreiteiligkeit auf der einen, eine Zweiteiligkeit auf der andern Seite des Tieres. Auch sieht man den Muskel, obwohl er vom Tergit entfernt verläuft und von ihm durch dazwischen liegende Fettkörpermassen getrennt ist, an der Stelle seiner ehemaligen Verbindung sich

dem Tergit auffallend nähern; zu dieser Stelle, in welcher die Hypodermis noch Reste von Muskelfibrillen zeigt, streben die Fasern der oberen dritten Teilfasergruppe auf. Hierdurch wird der Eindruck hervorgerufen, als sei der rückgebildete Muskel hier am Tergit abgerissen. Beiderseits lagern an diesen Stellen viele große Kerne und Reste von Zellmaterial, welche einer besonderen histologischen Untersuchung noch bedürfen.

Die Funktion des Muskels.

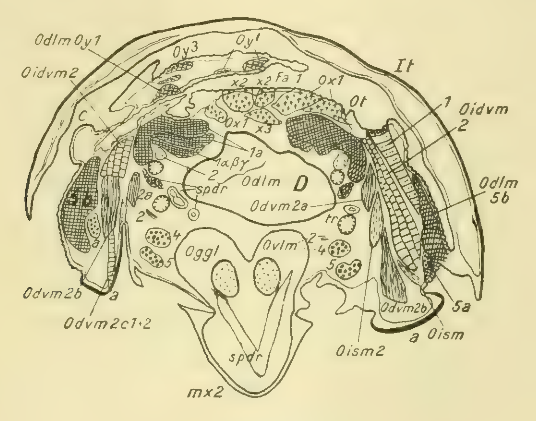
Während der *O dlm1* mit dem *O idlm2* in allen Stadien eine ausgiebige und vielseitige — z. B. rotatorische mit den *O ism* und *O ism2* (169, 170) — intersegmentale Bewegung des tergal sehr lose und frei beweglichen Prothorax zuläßt, scheint dieser Muskel durch Ausbildung des Astes *O dlm1a* im ersten Stadium speziell den Anforderungen an die Kinematik des Embryonalstadiums Rechnung zu tragen. In der Embryonallage ist nämlich die Nackenhaut bei langgestreckter, d. h. ausgeglichener Intersegmentalfalte gedehnt und liegt im Niveau der Fortsetzung des Pronotum nach vorn, vgl. Tafel XXVIII und 1905, Textfig. 8, S. 455, im fertigen nachembryonalen Zustande des ersten Stadiums hingegen tritt das Pronotum bei tief eingefalteter Intersegmentalhaut über die Nackenhaut hoch und weit vor, vgl. Textfig. 40—48. Der Muskel verliert durch diese tergale Verkürzung seine in der Embryonallage normale Spannung und wird funktionslos. Mag er auch noch bei dem Schlüpfen des Embryo aus dem Ei und bei der ersten Häutung, der Embryonalhäutung wirksam sein: Im Normalzustande würde er als funktionsfähiger Muskel infolge seines vorn gelagerten Ansatzes den Bestand der Intersegmentalfalte gefährden, infolgedessen also mit der Funktion des prothoracalen Längsmuskel *I dlm1a* in Kollision geraten. Ferner würde er den intersegmentalen, besonders den rotatorisch-intersegmentalen Spielraum, beschränken. Er fällt also aus dem gleichen Grunde fort, aus welchem man die dorsalen Längsmuskeln *O dlm1a* (162) und *I dlm1a* (127) als Muskeln der nicht gelockerten, bestimmt gerichteten und kräftigen, wenn auch weniger ausgiebigen intersegmentalen Bewegungen zugrunde gehen bzw. rückgebildet sieht.

164) (1905: 140) Musculus dorsalis secundus cephalonoti (nicht mehr: pronoti) (»micronoti«), *O idlm2*, doppelt intersegmentaler medianpaariger dorsaler Längsmuskel (vgl. Bd. C, Taf. XIX f, Fig. 4 u. 5, 24 u. 25).

Er gleicht dem imaginalen Muskel, entspringt wie dort als ein

typischer Doppelmuskel und ist auch ziemlich relativ ebenso kräftig wie dort.

Folgende Einzelheiten sind in Beziehung auf den Übergangszustand des ersten Stadiums zu ergänzen: Innerhalb der Gesamtmasse des *O dlm1a*-Komplexes, wie auch in seiner Stellung zum prothoracalen *Idlm1a* (127) bilden beide Teilmuskeln den lateral-ventralen Teil. Erst bei Beginn der hinteren Ansatzstelle des *O dlm1a* wird der Doppelmuskel als solcher gänzlich frei. Zwar verläuft der ventrale Teilmuskel vom Ursprung an völlig gesondert und ohne Beziehung zu der gemeinsamen Masse des Hauptmuskels — *O dlm1a* — wie es auch in der Imago der Fall ist.



Textfig. 45.

Hinterer bis mittlerer Bezirk der Halshaut im späten Übergangszustande des Stadium 1. (17. Schnitt der Serie Nr. 7, vgl. die Erklärung auf S. 606ff u. 611.) Vgl. hierzu die Erläuterungen zur Textfig. 43. Im sternalen Bereich tritt das Unterschlundganglion auf. In der Nackenhaut tritt die vordere Nackenfurche *Fa1* auf, welche nach hinten den vorderen Nackenraum gegen den hinteren begrenzt; an dieser Grenze findet die vordere *OdlmOy* und hintere *OdlmOx*, vergängliche Spezialmuskulatur der Nackenblase Ansatz. Dieselbe liegt hier infolge der Kontraktion der Halshaut in einem nach hinten stark übergefalteten Zustande über dem Dach des hinteren Nackenraumes unter dem Halsschilde geborgen und kommuniziert nach vorn mit dem Innenraum der Halshaut, vgl. bis Textfig. 48. Rechts findet in der zum Prothorax führenden Intersegmentalfalte der *Odlm5b* Ansatz.

Das dorsale Teilbündel jedoch — welches im Unterschied von der Imago keine Verbindung mit dem prothoracalen Längsmuskel *I dlm1a* (127) eingeht — ist mit der Masse des *O dlm1a* (162) und des *O dlm1* vorn völlig einheitlich derart verbunden, daß es erst im hinteren Teil der Nackenhaut frei wird und zwar speziell mit dem *O dlm1* aus dem medial-ventralen Teile der Masse. Im hinteren Ansatzgebiete vereinigt sich wieder der dorsale Teilmuskel mit dem prothoracalen *I dlm1a,* entfernt vom ventral-medialen Teilmuskel.

In älteren Zuständen des ersten Stadiums sind bemerkenswerte Änderungen nicht eingetreten.

165) Gruppe der musculi segmentales dorsales cephalonoti embryonales, *O dlm0x + y*, segmentale mediane und laterale dorsale Längsmuskeln, Nackenmuskeln, dorsale Hilfsmuskeln (vgl. Bd. C, Taf. XIX f, Fig. 2 u. 3; Fig. 24 u. 25).

1) Vordere Gruppe *O dlm0y*, Gruppe des vorderen Nackenraumes *vR*.
2) Hintere Gruppe *O dlm0x*, Gruppe des hinteren Nackenraumes *hR*.

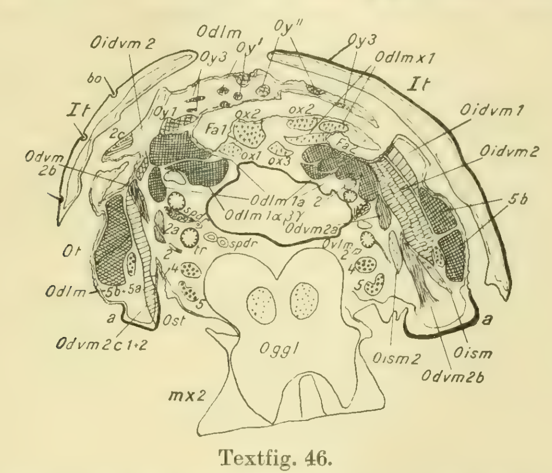
Sie ist in der Imago nicht vorhanden.

Unter dieser Bezeichnung sei eine Anzahl kleiner, aber kräftiger Muskeln von dem typischen Bau, welcher leistungsfähigen Muskeln zukommt, als Gruppe zusammengefaßt, welche sich in der dorsalen Nackenregion im engsten Anschluß an die faltenreiche Nackenhaut im Übergangszustande des ersten Stadiums vorfindet. Die Muskeln lassen sich nach zweierlei Gesichtspunkten gruppenweise zusammenfassen und einmal als Gruppe der vorderen Nackenmuskeln von einer hinteren, sodann aber innerhalb jeder Gruppe als laterale und mediale Nackenmuskeln unterscheiden.

Die Verteilung dieser zahlreichen Muskeln scheint bei erstmaligem Durchmustern der Schnittserien eine regellose zu sein. Jedoch lassen sie sich bei näherem Verfolg im einzelnen nicht nur nach oben genannten Gesichtspunkten ordnen, sondern sie scheinen noch dabei eine gewisse Gesetzmäßigkeit der Verteilung inne zu halten; obwohl schließlich in den feinsten Einzelheiten keine vollkommene Übereinstimmung in beiden Körperhälften mehr besteht. Die sehr eingehende Untersuchung geschah an der Querschnittserie eines Tieres in dem unter Nr. 7, Bd. C, S. 611 beschriebenen Zustand, mit bereits gefalteter Nackenhaut, in welcher die stark kontrahierten Muskeln als dicke, zum Teil zwischen die Falten gequetschte Masse bereits anfingen zu degenerieren. Das daraus entnommene Schema der Verteilung sei in folgendem mitgeteilt. In Embryonallage befindliche Tiere, welche diese Muskeln in gedehntem Zustande bei präzisem Verhalten in der gespannten Nackenhaut zeigen, dürften zur Veranschaulichung dieser Verhältnisse geeigneter gewesen sein. Die Muskeln bedürfen daher einer Nachuntersuchung, und die nachfolgende Beschreibung kennzeichnet den Ansatz der Muskeln nur im allgemeinen. Das folgende Schema bezieht sich nur auf ein einzelnes Individuum. Es ist möglich, daß die Verteilung dieser zeitlich beschränkten Hilfsmuskeln, wie sie schon

einmal einen veränderlichen Charakter besitzt, auch individuell abweicht.

Die Nackenhaut des Tieres im Übergangszustande des ersten Stadiums zeigt von außen eine besonders tiefe, tergal vollkommene vordere, und eine flache, median-dorsal nicht — oder noch nicht (vgl. die Funktion des *Odlm1a*!) — völlig durchgeführte hintere Querfurche. In welcher Beziehung diese Falten zu etwa vorhandenen Nackenplatten stehen, und ob darin das bei der Imago 1904, S. 290ff., Textfig. 2, beschriebene Verhalten zum Ausdruck kommt, konnte noch nicht näher festgestellt werden. Letzteres ist wahrscheinlich; aber es sind in der Imago Kontraktionsvorgänge derart erfolgt, daß die vordere Furche nicht mehr besteht. Der hintere Nackenraum wird gegen den Prothorax durch



Textfig. 46.

Mittlerer Bezirk der Halshaut im späten Übergangszustande des Stadium 1. (16. Schnitt der Serie Nr. 7, vgl. die Erläuterungen auf S. 606ff u. 611.) Hierzu die Erklärung der vorigen Textfigur. Die Figur zeigt die Massenentwicklung der vergänglichen dorsalen Längsmuskulatur (orange) *Odlm0x* u. *0y*, *Odlm1a* u. *Odlm5b*.

eine dritte, tief eingeschnittene Nackenfalte abgegrenzt derart, daß diese Falte sich in einer gewissen Entfernung vor dem Pronotum befindet; es ist dies die Intersegmentalfalte (vgl. S. 553).

Die vordere, tiefe Furche (vgl. Textfig. 45—48, *Fa1*, Bd. C, Tafelfig. 2—6, Schema II, Taf. XXVIII und IV, Taf. XXVI dieses Bandes) trennt einen vorderen Bezirk, den vorderen Nackenraum ***vR***, von einem hinteren Bezirk, dem hinteren Nackenraum ***hR***.

1. Gruppe der vorderen Nackenmuskeln *Odlm0y*.

Sie entspringen am Hinterhauptsrande und enden — über den hinteren Fasermassen der occipitalen Transversalmuskeln *Cm* (177)

verlaufend — in der der hinteren Nackenregion dorsal nach hinten übergelegten Falte des vorderen Nackenraumes. Sie setzen teils in deren oberer, teils in deren unterer Lamelle nach längerem oder kürzerem Verlaufe später oder früher an.

a. Im Medianbezirk dieser Gruppe *Odlm0y'*, *y''* lassen sich folgende Fasern gesondert verfolgen: Eine mediane unpaare *y'* und eine seitliche, paarig symmetrische *y''*, welche sich sämtlich mit dem Charakter der Unbeständigkeit hinten wieder verzweigen. Beide entspringen gemeinsam am Hinterhaupte in der Medianlinie und sind, neben den *Odlm0x2* im hinteren Nackenraum, die kräftigsten Muskeln der gesamten Gruppe.

b. Im lateralen Bezirke entspringen vorn die Fasern *Odlmy1*, *y2*, *y3* gleichfalls gemeinsam an einer begrenzten Stelle des seitlichen Hinterhauptsringes, medial neben dem unteren Teil des *Cm* (177), medial dicht neben dem *Odlm1a* (162), unterhalb eines Teiles desselben in der Gegend des Nackenspornes, und zerstreuen sich von da aus nach verschiedenen Richtungen. Man unterscheidet in jeder Körperhälfte einen kräftigeren Muskel *y1* mit medial gerichtetem Verlaufe, einen seitlich lateral davon gelegenen *y2* und einen medialen, zweiteiligen und sehr medial gerichtet verlaufenden, mit den Fasern der Muskeln des medianen Bezirks zusammentreffenden Muskel *y3*. Die beiden letzteren sind recht schwach und zeigen ein veränderliches, nicht ganz symmetrisches Verhalten. Der laterale dieser Muskeln *y2* setzt wie einige Fasern des *y''* an der Basis der Falte dort an, wo dieselbe wieder caudalwärts, d. h. nach hinten — in den hinteren Nackenraum überleitend — umbiegt. (In die Schemata II und IV wurde der Ursprung der Muskeln schematisch an den Nackensporn eingezeichnet.)

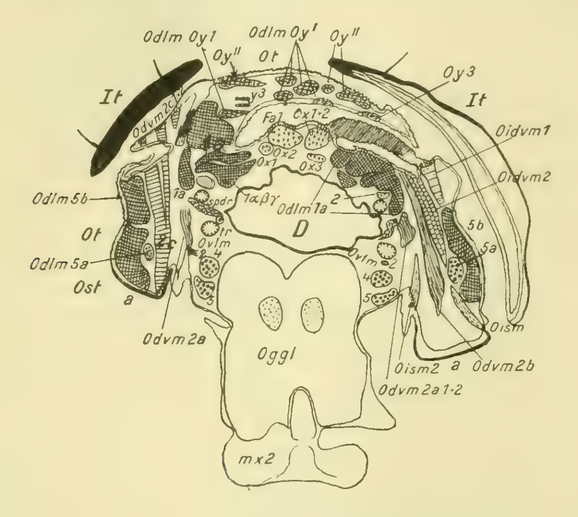
c. Ganz vorne im medianen Teil des vorderen Nackenraumes sieht man ferner zwischen den Ansatzstellen der obersten Faser des *Odlm1a* (162) feine Fibrillenbündel verlaufen, welche die rechte und linke Hinterhauptsregion ganz oben verbinden (vgl. 177).

2. Gruppe der hinteren Nackenmuskeln *Odlm0x*.

Die Muskeln entspringen im vorderen Grenzbezirk des hinteren Nackenraumes, ganz am Grunde der nach innen einspringenden Falte der vorderen Querfurche *Fa1* — gegenüber der vorgenannten Muskelgruppe *Odlm0y* und gewissermaßen antagonistisch zu ihr. Sie enden hinten an der einspringenden Falte der hinteren platten Querfurche *Fa2* im hinteren Nackenraume. Die Sonderung dieser Gruppe in einen medianen und einen lateralen Bezirk ist etwas willkürlich.

a. Im medianen Bezirk: Ein unpaarer medianer Muskel *Odlm 0x3* entspringt hinten mit der Masse des linksseitigen — (im Bilde, Textfig. 43—48 rechts) — *Odlm0x2* vereinigt und setzt, von allen diesen Muskeln am weitesten nach vorn reichend, ganz vorn median in der Falte an (er ist im Schema II u. IV nicht verzeichnet).

Ein paarig symmetrischer Muskel *Odlm0x2* endet ferner vorn medial vor dem folgenden *x1*, dem gegenüber er auch etwas kräftiger erscheint. Er kommt lateral von hinten von seiner Ursprungsstelle dicht über dem *Odlm0x1* dort, wo derselbe einen Zweig *0x* an den Darm abgibt. Die Muskeln setzen vorn gegenüber den Ansatzstellen, speziell der medianen Teilgruppe des vorderen Nackenraumes *Odlm0y* an.



Textfig. 47.

Mittlerer bis vorderer Bezirk der Halshaut im späten Übergangszustande des Stadium 1. (15. Schnitt der Serie Nr. 7, vgl. die Erklärung auf S. 606ff u. 611.) Vgl. die Erläuterung zur Textfig. 45. Vorderes Ende des Pronotum. Links tritt tergal am Ursprung der *Odlm1a*-Muskulatur der Nackensporn auf (vgl. 1904, Textfig. 1, S. 289.)

b. Im lateralen Bezirke: Die Ansatzverhältnisse des einzigen Muskels *Odlm0x1* sind im vorliegenden kontrahierten Zustande schwer festzustellen: Er entspringt aus der dorsalen Masse des *Odlm1a* (162) dort, wo dieselbe der hinteren Nackenfurche *Fa2* dicht anliegt, und verbindet den Muskel schräg quer mit dieser Falte. Er verläuft sodann weiter nach vorn, sendet einen dorsalen Teil der Fasermasse — sie ist rechtsseitig (im Bilde links) schon unterbrochen infolge Konservierung oder Degeneration — dem Darm entgegen, welcher demselben in einer zipfelförmigen Ausbuchtung entgegenzukommen scheint. Er

setzt vorn am lateralen Teil der Nackenfurche an *Fa1*, etwa gegenüber den seitlichen Fasern der lateralen Teilgruppe des vorderen Nackenraumes *y1* und *y2*.

Man sieht also, daß die hinteren Nackenmuskeln *Ox* von einer lateral gelegenen Falte im hinteren Nackenraume an die Grenzfalte zum vorderen Nackenraume nach vorn ausstrahlen und dort mit den in ähnlicher Weise von vorn nach hinten auseinander tretenden Muskeln der vorderen Gruppe *Oy* zusammentreffen.

Beziehungen des Darmes zu dieser Muskulatur.

Die Verbindung des Vorderdarmes mit dem dorsalen Längsmuskel *O dlm0x1* im hinteren Nackenraume wurde bereits erwähnt. Es scheint nicht unmöglich zu sein, daß außerdem noch weitere Verbindungen der dorsalen Darmwand mit der Falte der Nackenhaut bestehen; doch konnte hierüber — d. h. über eine direkte Beziehung des Darmes zum *O dlm1a* und *O dlm — Ox2* nichts sicher gestellt werden.

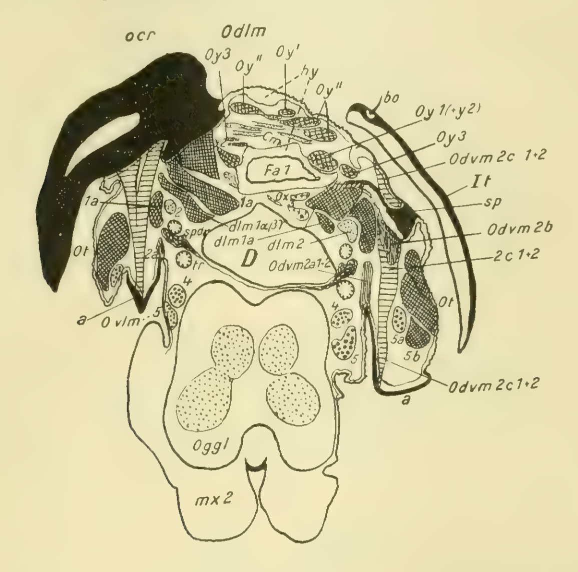
Der Normalzustand des ersten Stadiums.

Die Muskulatur ist nicht mehr vorhanden (vgl. den Zustand Nr. 5, Bd. C, S. 609). Stellenweise scheint sich in den Nackenfalten der Hypodermis eine homogene Restmasse der Muskeln erhalten zu haben. Auffallender und bedeutsam als wahrscheinliche Reste der zugrunde gegangenen Muskulatur sind krümelig aussehende, insgesamt im Querschnitt gerundete Anhäufungen von Zellmaterial mit Kernen von degeneriertem Aussehen. Dieses Zellmaterial ist einer fettkörperartigen Grundmasse eingelagert. Diese »krümeligen Restbestände« sind in regelmäßiger, dem Verlaufe der ehemaligen Muskeln entsprechender Weise verteilt; man findet eine dorsal-medianpaarige Anhäufung und eine lateralpaarige Restmasse in etwa gleichen Abständen voneinander und vom Nackensporn. Dies gilt insbesondere für den bereits sehr alten Normalzustand Nr. 3, S. 609. In einem jüngeren Normalzustande Nr. 5, treten die Restbestände nur in paariger Anordnung auf, und zwar ist auf der rechten Seite die »krümelige Degeneration« noch nicht soweit vorgeschritten, so daß außer den beschriebenen Massen noch eine plasmatische, homogen gefärbte Substanz erhalten blieb. Diese Restmassen sind unregelmäßig und ungleich groß; links sind sie z. B. dem Darm unmittelbar angelagert. Diese unregelmäßigen Anhäufungen lassen sich beiderseits nach vorn verfolgen, wo sie dicht an die dorsale Hypodermis herantreten; vgl. auch Bd. C, S. 696.

Als Reste der Längsmuskeln *O dlmy* im vorderen Nackenraume und der Transversalmuskeln *Cm* sind ferner feine degenerierte Fasern

und plasmatische Reste aufzufassen; sie befinden sich in Zuständen, welche sich als Fortführung des bei dem Transversalmuskel *Cm* (177) beschriebenen Auflösungsprozesses deuten lassen; sie sind im apicalen vorderen Nackenraume zu finden.

Die Deutung dieser Massen als Reste der ehemaligen Muskulatur liegt sehr nahe; zumal sie sich zudem vom benachbarten typischen Fettkörper gut unterscheiden und andre Dinge wohl nicht in Frage kommen können, vgl. auch Bd. C, S. 610 u. 649.



Textfig. 48.

Vorderer Bezirk der Halshaut im späten Übergangszustande des Stadium 1. (13. Schnitt der Serie Nr. 7, vgl. die Erklärung auf S. 606ff u. 611.) Übergang der Halshaut in das Hinterhaupt. Links ist der Hinterrand des Hinterhauptes *ocr* mit dem Nackensporn *sp* getroffen, letzterer zugleich auch rechts unter dem vordersten Rande des Halsschildes. Der vordere Teil des Nackenraumes, die Nackenblase mit der vorderen Spezialmuskulatur *OdlmOy*, zwischen welcher sich Fasern der Transversalmuskulatur des Hinterhauptes *Cm* (punktiert) einschieben. Ventral erscheint das Vorderende der hinteren Kehlplatte *a*.

Eine ausreichende Deutung dieser Umwandlungen erfordert eine erneute und besondere Untersuchung. Zunächst mögen die gegebenen Andeutungen im Rahmen unsrer Untersuchung genügen.

Die Funktion

dieser gesamten segmentalen Nackenmuskulatur ist wahrscheinlich von der übrigen vergänglichen Nackenmuskulatur zunächst insofern unabhängig, als sie sich allein auf die innerhalb der Nackenfaltung eintretenden Spezialerscheinungen bezieht. Es ist augenscheinlich,

daß diese Muskeln imstande sind, der Nackenfaltung die ihr im Normalzustande und in späteren Stadien charakteristische Ausgestaltung zu geben. Nach Erledigung dieser Aufgabe gehen sie zugrunde: Wenn im Moment der Sprengung der Eischale die mediane Nackenregion blasig aufgetrieben ist, müssen sich diese Muskeln in einem stark gedehnten Zustande befinden; sie mögen hierbei zugleich einer übermäßigen Anspannung der Nackenhaut, nachdem die Eischale geplatzt ist, entgegenwirken. Als Antagonisten jedoch der abdominalen Dorsoventralmuskeln *edvm* (vgl. Tab. S. 690, Bd. C) wirken sie mit andern Muskeln gemeinsam dem Drucke der nach vorn gepreßten Flüssigkeit der Leibeshöhle entgegen. Durch abwechselndes Verstärken und Nachlassen dieses Druckes mit gleichzeitiger abwechselnder Dehnung bzw. Zusammenziehung der Muskeln wird die Nackenblase abwechselnd aus- bzw. eingestülpt: Ein Mechanismus, der noch bei der Ablage des Embryonalhäutchens in voller Tätigkeit ist und von VOSSELER in dieser Tätigkeit beobachtet wurde (vgl. VOSSELER 1905: Die Wanderheuschrecken in Usambara).

Nach Befreiung des Tieres aus der Eischale und nach Vollendung der Embryonalhäutung geht die Nackenblase zurück; die Muskeln ziehen sich zusammen und scheinen nach der allgemeinen Annäherung der dorsalen Bezirke durch die großen Längsmuskeln *Odlm1a* und *5b* imstande, die typische Nackenfaltung in geordneter Weise herbeizuführen.

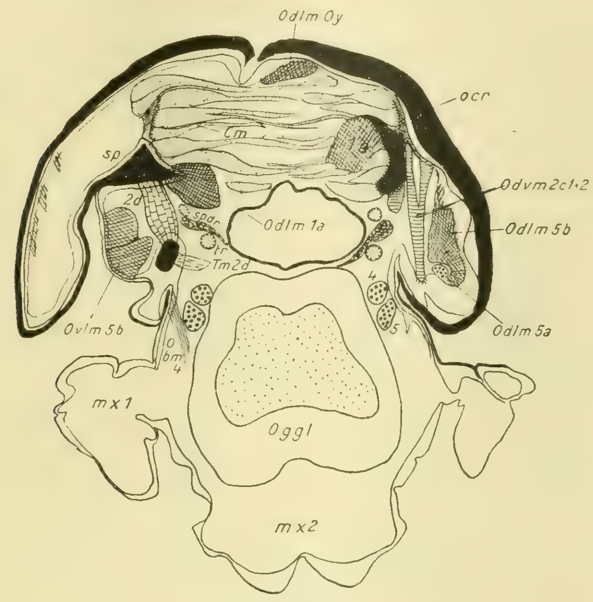
166) (1905: 138) Musculus dorsalis lateralis quintus *a+b* cephalonoti, partim embryonalis (»micronoti«), *Odlm5a+b*, einfach intersegmentaler lateraler pleurotergaler dorsaler Längsmuskel, Längsmuskel des tergalen Seitenbezirkes = M. »microsterni« quintus a, *Ovlm5a*, intersegmentaler lateraler ventraler Längsmuskel, partim in der Imago 1905 (vgl. Bd. C, Taf. XIXf, Fig. 6—10, 24).

Er entspricht nur im allgemeinen den für den imaginalen Muskel geltenden Tatsachen.

Er ist aus zwei Teilmuskeln zusammengesetzt, einem sehr kräftigen lateralen *Odlm5b* und einem etwa mittelkräftigen, ganz erheblich schwächeren medialen *Odlm5a*; nur der letztere entspricht dem in der Imago vorhandenen Muskel und ist auch ziemlich relativ gleich kräftig wie dieser. Der mächtig entwickelte laterale Teilmuskel *Odlm5b* fehlt in der Imago; er zeigt mit dem Teilmuskel *5a* hierdurch völlig Analoges zu dem vergänglichen *Odlm1a* (162) in dessen Verhalten zu den bleibenden *Odlm1* und *Odlm2* (164, 165). Auch ist die quer-elliptische Form

des Muskels im ganzen genommen der des medial-dorsalen Längsmuskels sehr ähnlich.

a. Der mediale Teilmuskel *Odlm5a* mit gestreckt elliptischem Querschnitte gleicht dem imaginalen in allen genannten Beziehungen. Er ist schwächer als z. B. der *Ovlm4* (161) oder der *Ovlm5* (162) und besteht aus etwa zehn Fibrillenbündeln.



Textfig. 49.

Vorderster Bezirk der Halshaut mit Teilen des Hinterhauptes im späten Übergangszustande des Stadium 1. (10. Schnitt der Serie Nr. 7, vgl. Erklärung auf S. 606ff u. 611.) Im Hinterhaupt (vgl. 1904 Textfig. 1, S. 289), sind die Teile des Hinterhauptsringes *ocr* durch die Transversalmuskulatur des Hinterhauptes *Cm* mit den gegenüberliegenden Teilen des vorderen Nackenraumes symmetrisch verbunden, während am Nackensporn *sp* beiderseits die mediale, seitlich am Hinterhauptsring die laterale dorsale Längsmuskulatur entspringt, vgl. hierzu Schema II, Bd. C, Taf. XXVIII. Die einst mächtige Transversalmuskulatur *Cm* ist im Begriffe, auf gleiche Weise zu degenerieren, wie die abdominale mediale Dorsoventralmuskulatur *edvm* vgl. auf den Textfig. 22 u. 26, Bd. C, S. 677 u. 683. Die schlaffen und z. T. leeren Sarcolemmaschläuche sind von einer Masse erfüllt, welche die Struktur der Muskelsubstanz meist nicht mehr zeigt. Die vordere Kehlplatte *i* bietet dem kräftigen vordersten Dorsoventralmuskel *Odvm2d* Ansatz. Ventral tritt die Extremität des ersten Maxillensegmentes auf. *Tm2d* aus den vorhergehenden Schnitten ergänzt, vgl. bei Textfig. 50.

b. Der laterale Teilmuskel *Odlm5b* entspringt vorn am seitlichen Hinterhauptsring zugleich mit dem vorigen, reicht aber weiter hinauf und greift mit breit ansetzender Fasermasse noch auf die dem Hinterhaupt angeschlossene seitliche Halshaut über. Immerhin bleibt die tergale Grenze der Ansatzfläche noch sehr entfernt von dem tergalen Ende des dorsoventralen *Odvm2c*.

Er verläuft im Seitenraume der hier wulstartig nach außen vortretenden Halshaut. Er zerfällt selbst wieder in zwei ziemlich gleich große Teilfasergruppen. Seine Lagebeziehungen zum medialen Teilmuskel sind dabei folgende: Mit der ventralen Teilfasermasse des lateralen Teilmuskels *Odlm5b* vorn vereinigt tritt der *Odlm5a* alsbald medial aus der Masse hervor und verläuft — zunächst ventral-medial, dann aber höher steigend und einer medialen Furche der medialen Teilfasermasse eingelagert — nach hinten. Indem der seitliche Teilmuskel *Odlm5b* weiter hinten seitlich platt wird, greift er dorsal wie ventral um den *Odlm5a* herum, so daß derselbe ihm medial in der Mitte eingesenkt verläuft.

Er setzt an als dicker, platter Muskel in einer in tergal-ventraler Richtung sehr verlängerten Ansatzfläche an der am Vorderrande des Halsschildes rechtwinklig nach innen einspringenden, kräftigen Lamelle (vgl. 1904, S. 293, Textfig. 4) und in der benachbarten, seitlichen Halshaut dort, wo diese Lamelle durch den Seitenmuskel *Ipm15* (144) mit der Pleurallamelle *lp* verbunden wird; er reicht hier tergalwärts ziemlich hoch hinauf.

An Stärke steht er dem gesamten Komplexe der dorsalen Längsmuskeln *Odlm1a*, *1* und *2* (162—164) mindestens nicht nach und übertrifft den kleinen medialen Teilmuskel *5a* nach dem Querschnitte beurteilt schätzungsweise zehn- bis zwölfmal. Anzeichen deuten darauf hin, daß auch dieser dorsale Längsmuskel — ähnlich wie es bei dem medialen Längsmuskel *Odlm1a* (162) durch den *Odlm0x1* (165) der Fall ist — mit den Falten der Nackenhaut durch Muskelfasern verbunden ist. Es läßt sich stellenweise ein Absetzen geringer Faserpartien an die dem Muskel dicht angelagerte Nackenhaut wahrnehmen. Da sich aber diese Anzeichen nur auf der Querschnittserie unter schwierigen Deutungsverhältnissen zeigen, nicht aber auf der Frontalschnittserie — wo allerdings die Halshaut gestreckt ist — so muß diese Vermutung vorläufig durchaus unentschieden bleiben.

Im Normalzustande des Stadiums 1

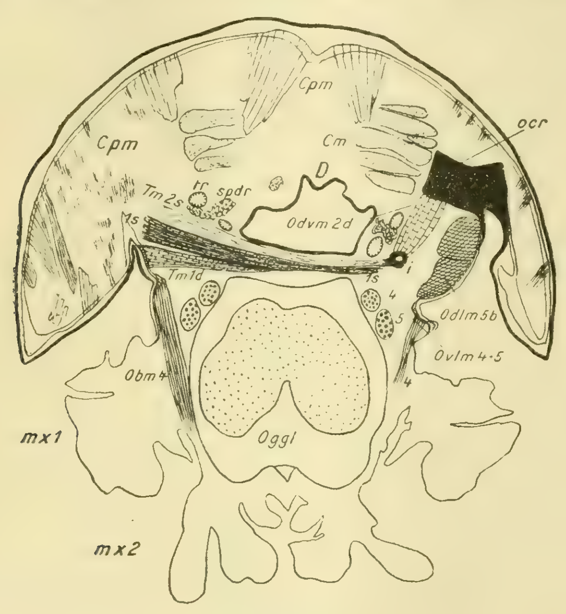
ist am Ende desselben (vgl. den Zustand Nr. 3, Bd. C, S. 609) eine Rückbildung des Muskels eingetreten. Folgende Maße gelten für den Übergangszustand Nr. 7 und für ein im Normalzustande befindliches erstes Stadium Nr. 3, wobei in letzterem sich die Muskeln in den beiden Körperhälften durch ungleiche (links gedehnt) Kontraktion unterscheiden.

	Übergangszustand	Normalzustand
links:	31 × 15	13 × 6
rechts:	47 × 8 (bzw. 18	12 × 7

Die Muskeln sind am größten und kleinsten Durchmesser des Querschnittbildes gemessen.

Die Funktion des Muskels

ist entsprechend der Zweiteilung eine doppelte. Der Teilmuskel *Odlm5a* ist ein den normalen Lebensvorrichtungen in den larvalen und im



Textfig. 50.

Das Hinterhaupt im späten Übergangszustande des Stadium 1. (6. Schnitt der Serie Nr. 7, vgl. die Erläuterungen auf S. 606ff u. 611.) Rechts sind noch vorderste Teile der Halshaut mit der vorderen Kehlplatte *i* zu sehen. Der Schnitt kann mit der Textfig. 1, S. 289, in der Darstellung der Imago 1904, verglichen werden. Der Schnitt liegt dicht vor der Innenfläche der flachen hinteren Kopfwand mit dem das Hinterhauptsloch I umsäumenden Occipitalring; das etwas weiter nach vorn liegende Tentorium ist noch nicht getroffen, jedoch die Transversalmuskulatur des Tentorium *Tm1s* u. *2s* von links und *Tm1d* von rechts her. In den beiden weiter nach hinten liegenden Schnitten verläuft der *Tm2d* von rechts her zur linken vorderen Kehlplatte *i*. Vgl. hierzu den Frontalschnitt auf Taf. XX, Fig. 10, Bd. C. Der Querbalken des Tentorium, hinter welchem diese Transversalmuskulatur verläuft, ist auf den weiter nach vorn liegenden Schnitten getroffen. Die sternale Muskulatur *bm* versorgt die Extremität der zweiten Maxille.

imaginalen Stadium dienender Muskel, welcher in seitlicher Richtung den Kopf hebt, wobei der 1905 beschriebene Mechanismus des Kehlspornes und der hinteren und vorderen Kehlplatten *a* und *i* als Angelpunkt gilt.

Die Aufgaben des lateralen Teilmuskels *Odlm5b* sind auf den Übergangszustand des ersten Stadiums beschränkt und nach Eintritt des Tieres in den Normalzustand mit seiner Normallage erledigt. Es sind die gleichen Aufgaben, welche dem dorsalen Längsmuskel *Odlm1a* (162) zufallen (vgl. diesen S. 531), gleich dem der Muskel hinten schon in der Intersegmentalhaut selbst endet; sie sind ferner denen des Transversalmuskels *Cm* (177) und des *Tm* (178) ähnlich. Denn einmal ist der *Odlm5b* ein einfach intersegmentaler Häutungsmuskel und im morphologischen Sinne eine Voraussetzung der Organisationsgrundlage eines Segmentes (S. 531 unten). Sodann tritt er in dem bereits bei den dorsalen Längsmuskeln 127 (S. 481), 162 ausgeführten Sinne als Antagonist zur abdominalen Dorsoventralmuskulatur *edvm* (5. 22; 6, 23; 37, 38) auf und mag schließlich bei der Herstellung der Normallage des Tieres mitwirken.

Die Dorsoventralmuskulatur.

(Mittlere mediale innere echte Dorsoventralmuskulatur, vgl. 1905. S. 442.)

Intersegmentale Dorsoventralmuskeln.

167) (1905: 141) Musculus dorsoventralis intersegmentalis cephalonoti inversus, rotator capitis externus primus, *Oidvm1*, vom Nackenbezirk sternalwärts intersegmentaler Dorsoventralmuskel (vgl. Bd. C, Taf. XIXf., Fig. 2—11; Fig. 25).

Der allgemeine Befund entspricht dem imaginalen. Abweichungen ergeben sich hauptsächlich hinsichtlich der Stärke des Muskels. In Anbetracht der abweichenden Verhältnisse in der Nackenhaut sei die gegenüber der 1905 gegebenen Darstellung dementsprechend abgeänderte Beschreibung wiederholt.

Er entspringt, wie in der Imago, medial dicht neben und unterhalb des lateralen dorsalen Längsmuskels *Odlm5a* (166) an der Basis der Pleurallamelle und verläuft sodann, dicht medial am Hinterende des *Odlm5a + b* vorbei, steil nach aufwärts in den hinteren Nackenraum, wo er in seitlich-dorsalem Bezirke hoch in der Nackenhaut an der flachen hinteren Querfurche (vgl. S. 539ff.), aber sehr entfernt von der Medianlinie ansetzt, in gleicher Lagebeziehung zum Nackenplättchen so wie in der Imago. Der Muskel nimmt topographisch Bezug auf die Gruppe des dorsalen Längsmuskels *Odlm0x* (165).

Er ist sehr beträchtlich relativ stärker entwickelt als in der Imago. Er hat etwa die Stärke des mesothoracalen Dorsoventralmuskels *IIdvm1*

(87) oder des medialen Teilmuskels des Dorsoventralmuskels *IIdvm5*, (88), also die eines normal mittelkräftigen thoracalen Dorsoventralmuskels. Er ist im ersten Stadium schwächer als der folgende und als der Dorsoventralmuskel *Odvm2d* (174), übertrifft aber die typisch intersegmentalen Dorsoventralmuskeln, den *Oism* (169) oder den *Oism2*



Textfig. 51.

Das Hinterhaupt im späten Übergangszustand des Stadium 1. (4. Schnitt der Serie Nr. 7, vgl. die Erläuterungen auf S. 606ff u. 611.) Die rechts, d. h. in der linken Hälfte des Hinterhauptes verlaufenden Transversalmuskeln des Tentorium *Tm1d*(178) usw. (Der *Tm2d* befindet sich auf den nicht dargestellten 7. und 8. Schnitten.) Der Schnitt zeigt mit dem folgenden die bilaterale Symmetrie dieser Muskeln, die ja in der Frontalschnittserie Nr. 9, vgl. Taf. XIX, Fig. 5—11, Bd. C, gestört ist. Dorsal vom Darm treten »drüsige Elemente« auf, welche auch in den Frontalschnitten vorkommen. Ferner die Extremität der zweiten Maxille. Vgl. auch die Bezeichnungen in der folgenden Figur.

(170) beträchtlich, während er in der Imago hinter den allerdings selbst relativ kräftiger ausgebildeten intersegmentalen *Oism* und *Oism2* ganz erheblich zurücksteht (vgl. 1905 den Frontalschnitt Fig. 11 [Korrektur vgl. Anm. 5 am Schluß]. S. 464 mit Bd. C, Tafelfig. 9).

168) (1905: 142) Musculus dorsoventralis intersegmentalis cephalonoti inversus, rotator capitis externus secundus, *Oidvm2*, vom Nackenbezirk sternalwärts intersegmentaler Dorsoventralmuskel (vgl. Bd. C, Taf. XIXf, Fig. 3—11; Fig. 25).

Nur im allgemeinen entspricht er den imaginalen Verhältnissen. Er weicht ab nach Maßgabe der im Nackenbezirke vorliegenden Änderungen und hinsichtlich der Größenverhältnisse. Dementsprechend entspringt er dicht neben dem vorigen und medial unterhalb von ihm an der basalen Pleurallamelle wie in der Imago. Auch hier hält er sich in seinem Verlaufe medial vom vorigen stets völlig getrennt, entfernt sich allmählich medial-dorsal immer mehr von ihm und setzt lateral dicht gedrängt am dorsalen Längsmuskel *Odlm1a* (162) vorbeitretend in der tiefen vorderen Querfurche der Nackenhaut an, der Medianlinie viel mehr genähert als der intersegmentale *Oidvm1* (167) und der segmentale Dorsoventralmuskel *Odvm2b* und *2c* (172, 173). Diese seine Ansatzstelle ist nach dem Schwinden des vorderen Nackenraumes mitsamt seiner Muskulatur bei der Imago in dem Chitinrahmen des Hinterhauptsringes enthalten. Hier im Übergangszustande des ersten Stadiums hingegen ist ihr horizontaler Abstand vom Hinterhauptsringe — z. B. vom tergalen Ansatz der Dorsoventralmuskeln *Odvm2b* und *c* an diesen — vielleicht sogar noch größer als vom oberen Ende des intersegmentalen Dorsoventralmuskels *Oidvm1*. Der Muskel nimmt topographisch Bezug auf die Gruppe des dorsalen Längsmuskels *Odlm0y* (165).

Dieser in einem noch jungen Übergangszustande des ersten Stadiums sehr auffällige Unterschied von der Imago (vgl. Nr. 9, Bd. C, S. 613) wird in einem späteren Zustande bereits verwischt (vgl. Nr. 7, S. 611, Bd. C), indem hier infolge der Einengung des vorderen Nackenraumes durch Kontraktion die Ansatzstelle des Muskels samt der Falte dem Hinterhauptsringe näher gerückt ist. Die Vollendung des endgültigen Zustandes selbst konnte an den untersuchten Stadien allerdings nicht festgestellt werden.

Dieser kräftige Muskel ist nächst dem Dorsoventralmuskel *Odvm2d* (174) der im Querschnitt kräftigste dorsoventrale Muskel der Halsregion; er ist aber viel länger als jener. Er übertrifft den vorigen intersegmentalen Muskel *Oidvm1* an Stärke. Auch steht er in der Imago hinter den intersegmentalen Dorsoventralmuskeln *Oism* und *Oism2* sehr erheblich zurück, wenn auch nicht so sehr wie der vorige. Da beide

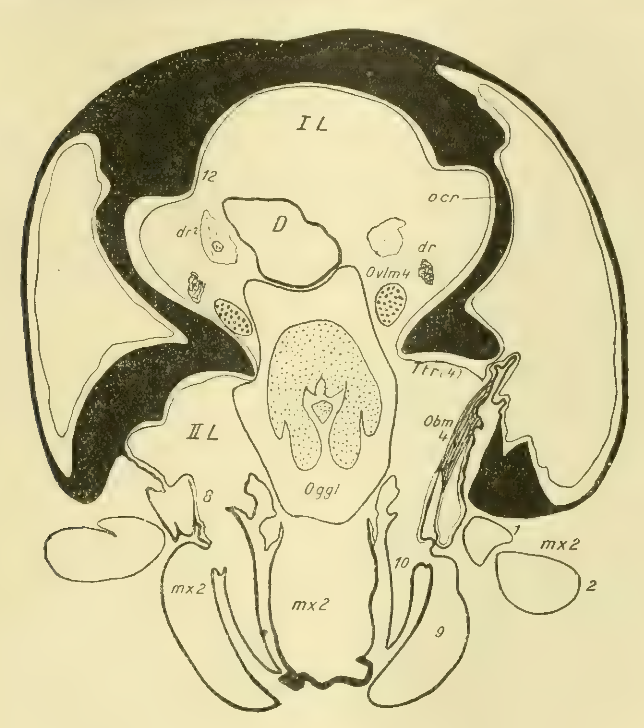
Rotatoren *Oidvm1* und *Oidvm2*

im ersten Stadium so mächtig entwickelt sind, bis zu der Imago jedoch stark rückgebildet werden, so ist es wahrscheinlich, daß ihnen in Wechselwirkung mit den andern Muskeln der Halsregion, sofern diese im Stadium 1 besonders mächtig entwickelt sind, eine für die Vorgänge des

Schlüpfens aus dem Ei und für die endgültige Formgebung des Tieres bedeutsame Rolle zufällt. Diese Zusammenhänge müssen später noch für sich betrachtet werden.

Im Normalzustande des ersten Stadiums

sind beide Muskeln bereits erheblich schwächer ausgebildet, so daß auch diese Rückbildung bereits innerhalb des ersten Stadiums voll-



Textfig. 52.

Das Hinterhaupt mit dem Tentorium im Normalzustand des Stadium 1. (*O.* d. h. der dem ersten vorhergehende Schnitt der Serie Nr. 5, vgl. die Erläuterungen zu S. 606 ff u. 609.) Der Hinterhauptsring ist beiderseits symmetrisch getroffen und zeigt die von dessen kräftig chitinisiertem Rahmen entspringenden Nackensporne (12) und die beiderseitige Wurzel des Tentoriumquerbalkens *Ttr*(4), oberhalb dessen der Darm durch das obere Hinterhauptsloch *IL* tritt; im unteren Hinterhauptsloch *IIL* geschieht der Durchtritt des Bauchmarks. Man vergleiche hierzu die Imago 1904, Textfig. 1, S. 289 mit folgenden Bezeichnungen: *1*, *2*, *3*, dreigliedriger Taster der zweiten Maxille *mx2*; *8*, Tasterträger; *9*, äußere Lade; *10*, innere Lade.

zogen wird. In ihrer Funktion werden sie ersetzt durch die beiden folgenden Muskeln,

die beiden typisch intersegmentalen Dorsoventralmuskeln

O ism und *O ism 2*,

welche im Stadium 1 noch relativ schwächer ausgebildet sind als in

der Imago, wo sie infolge ihrer wachsenden Beanspruchung an Masse zugenommen haben. Sie treten streckenweise sehr eng aneinander, und der *Oism* ist wie in der Imago schwächer als der *Oism2*.

169) (1905: 143) Musculus dorsoventralis intersegmentalis cephalosterni (»microthoracis«), *Oism*, vom Kehlbezirk tergalwärts gerichteter, d. h. typisch intersegmentaler Dorsoventralmuskel (vgl. Bd. C, Taf. XIXf, Fig. 1—12; Fig. 25).

Er gleicht dem imaginalen Muskel, abgesehen von seinem von der Medianlinie noch entfernten Ansatz im Pronotum.

Während die Entfernung der beiderseitigen Ansatzstellen im Übergangszustande noch beträchtlich ist (am Tier Nr. 7 25 Teilstriche des Meßoculars), ist sie bereits im Normalzustande Nr. 3 dieses Stadiums geringer geworden (nur noch 20 Teilstriche an dem größeren, d. h. bereits gewachsenen Tiere). Zugleich scheint der Muskel etwas gegen den Vorderrand des Pronotum vorgerückt zu sein (vgl. ferner S. 482 u. 523, Abs. 3).

170) (1905: 144) Musculus dorsoventralis intersegmentalis cephalosterni secundus (»microthoracis«), *Oism2*, vom Kehlbezirk tergalwärts gerichteter, d. h. typisch intersegmentaler Dorsoventralmuskel (vgl. Bd. C, Taf. XIXf, Fig. 1—11; Fig. 25).

Er gleicht dem imaginalen Muskel.

Segmentale Dorsoventralmuskeln.

Infolge der schärferen Fassung der vier folgenden segmentalen echten Dorsoventralmuskeln mußte die Bezeichnungsweise geändert werden. Aus praktischen Gründen wurde die alte Zählung beibehalten mit dem Zusatz collaris als einer Spezialbezeichnung gegenüber der allgemeinen Bezeichnung dorsoventralis secundus *a—d*, mit welcher die morphologische Stellung dieser Muskeln im Vergleich mit den Dorsoventralmuskeln der Thoracalsegmente ausgedrückt ist, und wobei die Buchstabenreihe *a—d* der 1905 gewählten provisorischen griechischen Bezeichnungsweise parallel geht.

171) (1905: 145) Musculus dorsoventralis secundus *a1+2*, collaris primus (»microthoracis«), *Odvm2a1* und *a2*, segmentaler Dorsoventralmuskel = *Odvma* in der Imago 1905 (vgl. Bd. C, Taf. XIXf, Fig. 5—9; Fig. 25).

Der Muskel entspricht den für die Imago beschriebenen Tatsachen. Er ist relativ etwas schwächer als der imaginale Muskel, gleicht ihm aber in seinem Verlaufe nach hinten und oben in den Bereich der hinteren Nackenhaut, was zur Charakterisierung des hinteren

Nackenbezirkes des Stadium I als eines dem gesamten imaginalen Nackenraum gleichwertigen Bezirkes beiträgt. Beide Teilmuskeln setzen jedoch entfernt hinter dem weit höher tergalwärts reichenden Intersegmentalmuskel *O idvm 1* (167) an; ein Unterschied von der Imago, welcher auf die mit der Rückbildung dieses Muskels eintretenden Verschiebungen desselben zurückzuführen ist; vielleicht sind aber die kräftiger werdenden *O dvm a* selbst dabei beteiligt. Die ziemlich schwachen Muskeln entspringen an einer tief eingezogenen Stelle der Kehlhaut, in welcher sich die vordere Kehlplatte *i* und das Vorderende der hinteren Kehlplatte *a* befinden, vor dem ventralen Längsmuskel *O vlm 2* (158).

Der vordere-Teilmuskel *O dvm 2a1* setzt seitlich dorsal an der Hinterwand des hinteren Nackenraumes an. Der hintere, wenig schwächere Teilmuskel *O dvm 2a2* setzt tiefer in der zwischen dem hinteren Nackenraum und der vor dem Prothorax gelegenen schmalen Faltenraume befindlichen Falte *Fa2* an. Diese Falte, welche tergalwärts erst zwischen den symmetrischen Ansatzstellen dieses hinteren Teilmuskels *O dvm 2a2* auftritt (vgl. S. 539 u. Bd. C, Taf. XIX, Fig. 1—5), ist die eigentliche Intersegmentalfalte, an deren Doppelwand jederseits die dorsalen Längsmuskeln *O dlm 1a* (162) bzw. *I dlm 1a* (127) entspringen, vgl. Fig. 3.

172) (1905: 146) Musculus dorsoventralis secundus b, collaris secundus (»microthoracis«) = *O dvm 2b*, segmentaler Dorsoventralmuskel = *O dvm 3* in der Imago 1905 (vgl. Bd. C, Taf. XIX ff, Fig. 2—13; Fig. 25).

Der Muskel entspricht dem imaginalen Befunde.

Er entspringt wie in der Imago breit, verläuft vor dem typisch intersegmentalen Dorsoventralmuskel *O ism* kreuzend mit konvergierenden Fasern nach oben. Er befindet sich auch medianseitig vom folgenden Dorsoventralmuskel *O dvm 2c* und dem intersegmentalen Dorsoventralmuskel *O idvm 2* (168), vor dessen oberer Ansatzstelle er schräg vorübertritt. Er setzt lateral benachbart, aber gesondert vom *O idvm 2*, am Hinterhaupt an, zugleich mit dem folgenden *O dvm 2c*, medial und höher über diesem. Diese Angaben treffen für den Normalzustand des ersten Stadiums und für die Imago zu.

Im Übergangszustande liegt die tergale Ansatzstelle des *O idvm 2* (168) in der bereits beschriebenen Weise an der vorderen Nackenfurche, infolge dessen befindet sich dieselbe sehr entfernt hinter dem tergalen Ende des *O dvm 2b* und *2c*.

Während der imaginale Muskel, vgl. 1905, Textfig. 10—12, S. 462

bis 465, den intersegmentalen *O idvm2* an Stärke ganz erheblich übertrifft, kommt er diesem im Übergangszustande des ersten Stadiums nicht einmal ganz gleich; er ist jedoch wiederum kräftiger als der *O ism2* (170). Ein relativer Größenunterschied gegenüber der Imago läßt sich nicht genau feststellen; wahrscheinlich erfolgt eine nachembryonale Zunahme des Muskels an Stärke.

In der Imago zerfällt der Muskel in zwei Teilmuskeln, die aber in engem Faseraustausche stehen.

173) (1905: 147) Musculus dorsoventralis secundus *c1+2*, collaris tertius (»microthoracis«), *O dvm2c1+2*, segmentaler Dorsoventralmuskel = *O dvmγ* in der Imago 1905 (vgl. Bd. C, Taf. XIXff, Fig. 3—13; Fig. 25).

Er entspricht im allgemeinen dem imaginalen Befunde, weicht jedoch als Doppelmuskel von diesem erheblich ab.

Er ist etwa ebenso kräftig wie der vorige, mit dem er nach medialseitigem Vorüberkreuzen tergal eng zusammentrifft.

Der laterale Teilmuskel 1 entspringt als hintere Partie des Muskels etwas medial und setzt lateral am Hinterhaupte etwas tiefer an als der mediale Teilmuskel 2, welcher steiler nach oben ansteigt. Letzterer verläuft demnach zu dem lateralen Teilmuskel gekreuzt. Ob ein geringer Faseraustausch zwischen beiden gleich kräftigen Teilmuskeln stattfindet, konnte nicht sicher festgestellt werden. In der Imago ist er bedeutend kräftiger und einheitlicher entwickelt.

174) (1905: 148) Musculus dorsoventralis secundus *d*, collaris quartus (»microthoracis«), *O dvm2d*, segmentaler Dorsoventralmuskel = *O dvmδ* in der Imago 1905 (vgl. Textfig. 49 u. 50, S. 545f; Bd. C, Taf. XIXf, Fig. 6—8 links).

Er gleicht völlig dem imaginalen Muskel auch in der relativen Mächtigkeit der Fasermasse. Er ist im ersten Stadium dem Querschnitt nach der kräftigste aller dorsoventralen Muskeln.

Eine

Seitenmuskulatur

ist nicht vorhanden.

Die sternale Muskulatur.

175) (1905: 149) Musculus sternalis (pedalis) quartus a maxillaris, *O bm4a*, segmentaler sternaler Extremitätenmuskel (vgl. Textfig. 49—52, Bd. C, Taf. XXf, Fig. 11—13).

Der Muskel gleicht dem imaginalen. Als ein Komplex sehr wenig zahlreicher Fasern kreuzt er hinter dem folgenden nach auswärts. Seine distale Ansatzstelle wurde nicht näher untersucht.

176) (1905: 150) Musculus sternalis (pedalis) quartus *b+c* maxillaris, *O bm 4b + c*, segmentaler sternaler Extremitätenmuskel (vgl. Textfig. 49 ff., Bd. C, Taf. XX f., Fig. 11—15.).

Er gleicht dem imaginalen Muskel.

Transversalmuskeln.

Neben dem auch hier einzureihenden Längsmuskel *O vlm 2* (158) werden im Übergangszustande des Stadium 1 noch folgende gefunden:

177) Musculus cephalonoti transversús occipitals eimbryonalis, *O Cm*, segmentaler paariger Transversalmuskel des Hinterhauptsringes, occipitaler Transversalmuskel (vgl. Textfig. 48—51 u. Bd. C, Taf. XIX, Fig. 2—5).

Er ist in der Imago nicht vorhanden.

Diese Muskelgruppe ist aus einer großen Masse kräftiger Muskel·fasern zusammengesetzt, welche dicht aneinander gelagert den hinteren Raum des oberen Hinterhaupts über dem Vorderdarm vollständig ausfüllen. Der Muskel verläuft als Quer- oder Transversalmuskel von der einen Symmetriehälfte des Tieres in die andre, in der Ebene des Querschnittes durch das Tier in horizontal-paralleler, innerhalb der horizontalen Ebene aber in gekreuzter Anordnung. Die zahlreichen Faserbündel entspringen vorn im oberen Teile des Hinterhauptes in der Umgebung des oberen Nackenspornes an dessen Basis und weiter oberhalb, aber doch entfernt von der Medianlinie, an der stark chitinisierten, verdickten Fläche des Hinterhauptes und am Rahmen des Hinterhauptloches, vor und bis hoch über der Ursprungsstelle des Längsmuskels *O dlm 1a* (162); vgl. 1904, S. 298. Die Muskeln verlaufen sodann, indem sie auseinandertreten, seitlich nach hinten in den vorderen Nackenraum, treten dabei unterhalb der segmentalen dorsalen Längsmuskeln *O dlm 0y* über die Medianlinie hinaus in die gegenüber liegende Symmetriehälfte, wo sie an der einspringenden Falte der vorderen Nackenquerfurche *Fa1* in beiderseits langer Ansatzlinie sich anheften. Es bleibt dabei ein schmaler Raum in der Medianlinie frei, während sich die Ansatzstellen der Muskeln lateral bis über den Ursprung des gegenseitigen, symmetrischen Muskels hinaus erstrecken. Während in ganz frühen Zuständen des Übergangszustandes (vgl. Bd. C, S. 611 ff., Nr. 8 u. 9) diese Muskeln in äußerst kräftiger, dem dorsalen Längsmuskel *O dlm 1a* fast gleichkommender Ausbildung mit sehr deutlicher Querstreifung auftreten, zeigen spätere, jedoch gleichfalls noch sehr junge, nicht erhärtete Zustände bereits Degenerationserscheinungen des Muskels.

Die Degeneration des Muskels im Normalzustande des ersten Stadiums.

Die nur noch an ihren Ursprungsstellen als dicke, zum Teil noch quergestreifte Massen auftretenden Muskeln verschmälern sich nach hinten derart, daß unter Verkleinerung der Lichtung des gleichsam zusammengefallenen Sarcolemmaschlauches die Muskelsubstanz sich aus diesem zurückgezogen hat oder ausgetreten ist (Nr. 7, Bd. C, S. 611). Die scharf konturierten Sarcolemmaschläuche mit an diesen Stellen kleineren, gestreckten Kernen sind im übrigen stellenweise leer (vgl. Textfig. 49). In welcher Form die Degeneration des Muskels beginnt — etwa in der Art einer Verflüssigung und Resorption der Muskelsubstanz innerhalb des Sarcolemmaschlauches und infolge Durchtrittes der verflüssigten Substanz durch letzteren in die Leibeshöhle — läßt sich vorläufig nicht entscheiden. Phagocytäre Vorgänge scheinen jedenfalls nicht daran beteiligt zu sein.

In älteren Zuständen und im Normalzustande des ersten Stadiums

ist der Muskel nicht mehr vorhanden. Die Tatsache, daß er bereits in einem Stadium fehlt (vgl. Nr. 3, Bd. C. S. 609), in welchem der folgende zwar rückgebildet, aber doch noch vorhanden ist, zeigt neben der Schnelligkeit seines Schwindens auch eine im Vergleich mit dem folgenden Transversalmuskel anders geartete, dem Auflösungsvorgange der abdominalen Dorsoventralmuskeln *cdvm* (5, 6; 22, 23; 37, 38; vgl. auch Bd. C, S. 649) und der dorsalen Längsmuskulatur *Odlm0* (vgl. 165, S. 538) verwandte Art der Rückbildung.

Die Funktion dieses Muskels

gleicht der des folgenden. Sie ist wie diejenige der dorsalen Längsmuskeln *Odlm1a* (162) und *Odlm5b* (166) allein mit den im Übergangszustande des ersten Stadiums herrschenden, speziellen kinematischen Vorgängen verknüpft, indem der Muskel sich an dem Mechanismus der Sprengung der Eischale und an der Embryonalhäutung beteiligt (vgl. bei den genannten Muskeln). Hierbei nähert er als Transversalmuskel im vorderen Nackenraum speziell die erste vordere Nackenfalte *Fa1* den oberen Seitenteilen des Hinterhaupts, dem Bezirke am Nackensporn und oberhalb desselben. Indem er zunächst einmal als Antagonist der abdominalen Dorsoventralmuskeln auftritt, verhütet er, daß durch den Druck der nach vorn gepreßten Körpersäfte und durch die ge-

waltigen Lageverschiebungen bei den Körperbewegungen während der Häutung die Lagebeziehungen der in der Hinterhauptsregion befindlichen Chitinteile gestört und die Körperteile auseinander getrieben werden. Vielleicht auch versperrt er durch seine Kontraktion zugleich jenen Körpersäften wenigstens zeitweise den Zutritt zur Kopfhöhle und weist ihnen den Weg dorsalwärts an. Späterhin mag er durch seine Kontraktion zudem behilflich sein, den vorderen Nackenraum einzuschränken, zu verkürzen und das Aufgehen der vorderen Nackenfalte in den Hinterhauptsring herbeizuführen; während er sodann zugleich den mit der Vergrößerung des Kopfes allmählich vordringenden Säften den Weg in die Kopfhöhle frei gibt.

178) Musculus cephalosterni transversus Tentorii embryonalis, *O Tm1+2* segmentaler paariger Transversalmuskel des Tentorium (vgl. Textfig. 49—51 und Bd. C, Taf. XIXf, Fig. 7—10).

Er ist in der Imago nicht vorhanden. Der Muskel verläuft als paariger Transversalmuskel hinter und etwas über dem Tentorium dicht unterhalb des ösophagealen Darmes, zwischen diesem und der Ganglienmasse im zweiten Maxillensegment, dem Unterschlundganglion, von der einen Körperhälfte in die andre, wobei die beiderseitigen Muskeln gekreuzt übereinander liegen. Er entspringt mit breiter Ansatzfläche zwischen Nackensporn und Kehlsporn, jedoch entfernt von ersterem dicht neben und hinter dem seitlichen Ende des Tentorium in der stark chitinisierten Seitenwand, welche sich an die Tentoriumbasis nach hinten anschließt. Diese Stelle befindet sich unmittelbar vor dem Ursprunge des lateralen Längsmuskels *O dlm 5* (166), vor und oberhalb entfernt vom Maxillenmuskel *O bm 4b + c* (176). Er verläuft schräg nach unten vor dem Dorsoventralmuskel *O dvm 2d* (174) vor und unterhalb der vorderen Kehlplatte *i*, oberhalb der ventralen Längsmuskeln *O vlm 4 + 5* (160, 161), unterhalb der vom Thorax her in den Kopf eintretenden Tracheenlängsstämme an die unterhalb der Ursprungsstelle des gegenüber liegenden symmetrischen Muskels befindliche seitliche Haut des vorderen Kehlraumes, wo er sowohl als *Tm1* vor als auch mit einem besonderen Teilbündel *Tm2* unmittelbar an der vorderen Kehlplatte *i* ansetzt, dicht über dem *O bm 4b + c*. Die beiden Fasern kreuzen also vor einander her.

In der Erklärung der Textfiguren sind die beiden von rechts kommenden Muskeln mit *d*, die von links kommenden mit *s* bezeichnet.

In älteren Zuständen des ersten Stadiums

wird er allmählich rückgebildet. In einem dieser Zustände (vgl. Nr. 3, S. 609, Bd. C), bemerkt man, daß der Muskel zwar erhalten, aber bereits sehr schwach und dünn geworden ist. Die Art seiner Rückbildung scheint von der des vorbeschriebenen Transversalmuskels *O Cm* (177) abzuweichen und nicht als Degeneration bezeichnet werden zu können; denn die Fasern bleiben zunächst typisch mit großen Kernen. An seiner hinteren Seite bemerkt man feine Parallelstrukturen mit länglichen Kernen.

Nähere Untersuchungen hierüber konnten vorerst nicht angestellt werden. In einem noch fortgeschritteneren Zustande, einem

Normalzustande des ersten Stadiums

(vgl. Nr. 5, S. 609, Bd. C) ist der Muskel nicht mehr vorhanden.

Diese Muskulatur ist besonders kräftig entwickelt, übertrifft darin wohl sämtliche thoracalen Muskeln überhaupt und kommt der Gesamtmasse der median-dorsalen Längsmuskulatur *O dlm 1a, 1, 2* etwa gleich; die Muskeln sind typisch und deutlich quer gestreift.

Ihre Funktion

beruht zunächst in der Annäherung der beiderseitigen ventralen Flächen des Hinterhauptes, deren Lagebeziehungen zueinander durch diesen Muskel stetig erhalten werden bzw. wieder hergestellt werden können, falls andre Kräfte dieselben zu stören trachten. Eine ähnliche Funktion kommt ja nach Erhärtung des Tieres dem hinteren Querbalken des festen Tentorium zu. Zugleich wird auch die Lagebeziehung der vorderen Kehlplatte *i* zum Hinterhaupte geregelt bzw. geschützt. In dieser auf den Übergangszustand des ersten Stadiums beschränkten Funktion teilt sich der Muskel mit dem vorigen und wirkt auch zusammen mit den dorsalen Längsmuskeln *O dlm 1a* (162) und *O dlm 5b* (166). Wir hatten diese Muskeln sämtlich als Antagonisten der abdominalen dorsoventralen Muskulatur *edvm* kennen gelernt; denn sie wirkten dem durch letztere auf die Körpersäfte nach vorn ausgeübten Drucke entgegen, trugen dadurch zur Sicherung der augenscheinlich gefährdeten Lagebeziehungen innerhalb der Kopf- und Halshautregion während der Vorgänge des Schlüpfens aus dem Ei und der Embryonalhülle bei und beteiligten sich an der endgültigen Formgebung des Tieres. Dabei wird wahrscheinlich durch die Kontraktion der *Tm* den vordringenden Körpersäften in ähnlicher Weise wie durch die occipitalen Transversalmuskeln *O Cm* der Weg zur Kopfhöhle teilweise

versperrt, später aber wieder frei gegeben. Es sei hier zunächst auf die in Betracht kommenden, bereits besprochenen Muskeln 162 (S. 529), 166 (S. 544), 177 (S. 555) verwiesen. Der mutmaßliche Mechanismus des Zusammenwirkens aller dieser Muskeln soll später im Zusammenhange erörtert werden (vgl. S. 639 ff).

b. Topographisch quantitative statistische Übersicht über die in der Region der Halshaut, im Segment der 2. Maxille, für das 1. Stadium beschriebenen Abweichungen gegenüber der Imago.

(Vgl. 1905, S. 446, letzter Absatz.)

Die Region der Halshaut, das zweite Maxillensegment, enthält demnach im ersten Stadium 21 regelmäßig auftretende, gesonderte, zum Teil doppelte und mehrteilige bzw. mehrwertige Muskeln gegenüber 17 in der Imago beobachteten. Das erste Stadium besitzt also mindestens vier Muskeln mehr. Diese Zahl würde sich noch sehr erheblich erhöhen, wenn nicht einzelne der vergänglichen Muskeln — trotz ihres getrennten Auftretens — mit andern zu einer Gruppe zusammengefaßt worden wären. Für die Imago wurde kein neuer Muskel festgestellt, so daß die neuen Muskeln sämtlich dem ersten Stadium eigentümlich sind.

Die Gesamtübersicht zeigt folgende Muskeln des zweiten Maxillensegmentes im ersten Stadium: vier ventrale Längsmuskeln (gegenüber vier in der Imago 1905), fünf dorsale Längsmuskeln (gegenüber 4 [1905: 5] in der Imago); zwei vom Prosternum nach vorn, d. h. umgekehrt intersegmentale Dorsoventralmuskeln; zwei typisch intersegmentale Dorsoventralmuskeln; vier segmentale mediale Dorsoventralmuskeln; zwei Extremitätenmuskeln; zwei Transversalmuskeln.

a. Wesentliche Unterschiede hinsichtlich des Auftretens und der Ausbildung der Muskeln im ersten Stadium gegenüber der Imago sind folgende: Hinsichtlich eines primären Verhaltens nach Form und innerem Bau bestehen im ersten Stadium für die einzelnen Muskeln gegenüber der Imago keine Unterschiede.

Hinsichtlich der Bildung von Teilfasern bestehen folgende Unterschiede: In der Imago einheitliche Muskeln treten im ersten Stadium geteilt auf: Die ventralen Muskeln *vlm4* (160) und *vlm5* (161); der mediale Dorsoventralmuskel *dvm2c 1+2* (173, 1905: *dvmγ*). Im Stadium 1 einheitlich, in der Imago aber geteilt tritt der mediale Dorsoventralmuskel *dvm2b* (172, 1905: *dvmβ*) auf.

Lageverschiebungen erleiden folgende Muskeln: Die intersegmentalen Dorsoventralmuskeln *idvm1* (167) und *idvm2* (168), *ism*

(169). der segmentale mediale Dorsoventralmuskel *dvm 2a1 + 2* (171, 1905: *dvmα*).

In den Stärkeverhältnissen bestehen folgende Unterschiede beider Stadien:

Kräftiger im Stadium 1 gegenüber der Imago sind die beiden vom Prosternum nach vorne intersegmentalen *idvm1* (167) und *idvm2* (168) [vergleiche ferner bei dem *dlm5a + b* (166)].

Dagegen treten in der Imago kräftiger auf folgende, im ersten Stadium schwache Muskeln: Die beiden typisch intersegmentalen Dorsoventralmuskeln *ism* (169) und *ism2* (170); die segmentalen medialen Dorsoventralmuskeln *dvm 2a1 + 2* (171, 1905 *dvmα*), *dvm2c1 + 2* (173: 1905 *dvmγ*), vielleicht auch *dvm 2b* (172, 1905: *dvmβ*).

Im Stadium 1 völlig neu auftretende Muskeln, welche für dieses Stadium typisch sind und und welche in der Imago gänzlich fehlen, sind folgende dorsalen Längsmuskeln: *dlm 1a* (162), *dlm 1* Ast *α* (163), *dlm 0x + y* (165), *dlm 5b* (166) und die Transversalmuskeln des Hinterhauptes *Cm* (177), des Tentorium *Tm* (178).

Muskeln, welche in der Imago vorhanden sind, aber im Stadium 1 noch fehlen, sind nicht vorhanden.

b. Hinsichtlich der 1905 gegebenen Darstellung des Imaginalstadiums infolge der mikroskopischen Nachuntersuchung eingetretene Ergänzungen und Veränderungen betreffen folgende Muskeln: Völlig neue Muskeln wurden nicht festgestellt, hingegen ein neuer Teilmuskel des ventralen Längsmuskels *O vlm 2a + b* (120).

Eine Umdeutung betraf den 1905 als ventralen Längsmuskel geführten, jetzt als dorsalen Längsmuskel nachgewiesenen *dlm 5a* (166, 1905: *O vlm 5a*).

Umbenennungen traten infolge der strengeren Durchführung der morphologischen Begriffe, bzw. infolge Erledigung der 1905 hypothetisch gelassenen Anschauungen zahlreich ein. Es heißt jetzt: Musculus ventralis cephalosterni statt M. microsterni, Musculus dorsalis cephalonoti statt M. micronoti, Musculus dorsoventralis intersegmentalis cephalonoti inversus bzw. cephalosterni neben M. rotator capitis externus bzw. internus.

Umbezeichnungen betrafen folgende segmentalen Dorsoventralmuskeln: *dvmα* jetzt: *dvm 2a1 + 2* (171), *dvmβ* jetzt: *dvm 2b* (172), *dvmγ* jetzt: *dvm 2c1 + 2* (173), *dvmδ* jetzt: *dvm 2d* (174).

Eine schärfere Fassung endlich trat ein für die segmentalen Dorsoventralmuskeln *dvm 2a* bis *d* gemäß der soeben angeführten Umbezeichnungen als Musculi dorsoventrales *2* collares primus (*a*) —

quartus (*d*) als Dorsoventralmuskeln der hinteren epimeralen Gruppe; für die typisch intersegmentalen Dorsoventralmuskeln: Musc. dorsoventralis intersegmentalis cephalosterni statt M. intersegmentalis; außerdem für die oben genannten, vom Prosternum ausgehenden intersegmentalen Dorsoventralmuskeln.

c. Morphologische Betrachtung der Halshaut auf Grund der Muskulatur des 1. Stadiums im Vergleich mit der Imago, ferner mit dem Abdomen und dem Thorax im Stadium 1.

(Vgl. 1905. S. 447.)

1. Allgemeine Vorbemerkungen über die hinsichtlich der Imago eingetretenen Veränderungen.

Während neue Muskeln der Imago durch die Nachuntersuchung, abgesehen von einem Teilmuskel des ventralen Längsmuskels *O vlm 2a + b* (158) nicht gefunden sind, ergaben sich um so erheblichere Abweichungen dadurch, daß eine Reihe neuer Muskeln, die im Normalzustande des ersten Stadiums zugrunde gehen, von entscheidender Bedeutung für die Auffassung der Muskeln und für allgemein morphologische Fragen geworden sind. Diese Dinge sind zum Teil bereits bei der Behandlung des Prothorax berührt und kommen hier bei den einzelnen Kategorien noch einmal zur Besprechung und zum Abschluß. Die wesentlichste Änderung gegenüber der 1905 auf Grund des Befundes an der Imago entwickelten hypothetischen Auffassung (vgl. S. 454, Abs. 1—3) beruht darauf, daß Anteile des Pronotum nicht im Hinterhauptsring vorhanden sind, daß also von einer Verlagerung der vorderen Ursprungsstelle dorsaler Längsmuskeln *O dlm 1* und *2* (163, 164) und der intersegmentalen Dorsoventralmuskeln *O idvm 1 + 2* (167, 168) nicht die Rede sein kann, und daß dadurch die topographisch segmentalen Muskeln *O dvm 2a—d* (1905: *Odvm a—δ*) nicht nur topographisch, sondern auch im morphologischen Sinne als segmentale Dorsoventralmuskeln — nicht als hypothetisch intersegmentale — zu gelten haben.

Eine weitere Änderung ist hinsichtlich der Frage nach der Grenze zwischen sternaler und tergaler Region eingetreten, welche die Umdeutung des ventralen Längsmuskels *O vlm 5a* in einen lateralen dorsalen Längsmuskel *O dlm 5a* zur Folge hatte. Im übrigen werden die 1905 (vgl. S. 447ff.) gegebenen Ausführungen vorausgesetzt, deren Fragestellungen, abgesehen von genannten Änderungen auch jetzt noch zu gleicher Beantwortung führen.

2. Vergleichung des 1. Stadiums hinsichtlich des Skelettes und der Muskulatur im einzelnen.

a. Allgemeine Übersicht über die Imago und das 1. Stadium.

Die Abweichungen des ersten Stadiums von dem Befunde in der Imago sind zwar keine prinzipiellen; jedoch ist das Auftreten des neuen und ganz besonderen Mechanismus der Nackenblase im Übergangszustande des ersten Stadiums mit tiefgreifenden Unterschieden auch in morphologischer Hinsicht zwischen beiden Stadien verbunden, welche die in den Thoracalsegmenten gefundenen Ungleichheiten beider Stadien weit übertreffen und hinsichtlich ihrer Bedeutung nur mit den im Abdomen eintretenden Veränderungen verglichen werden können. Diese Unterschiede, welche auf einem Wechsel der tergalen intersegmentalen Bewegungserscheinungen beruhen, treten schon innerhalb des ersten Stadiums auf. Man trifft hier Vorgänge, die zu erheblichen Rückbildungserscheinungen im tergalen Bezirke führen, sodaß die primäre morphologische Grundlage in der Imago nicht mehr zum Ausdruck kommt. Im einzelnen zeigen sich die Unterschiede darin, daß die in der Imago schmale, bzw. kurze Nackenhaut im ersten Stadium stark entwickelt ist und eine beträchtliche räumliche Entfernung des Hinterhauptsringes vom Vorderrande des Pronotum bedingt. Gleichzeitig ist die einfach intersegmentale dorsale Längsmuskulatur, auf deren Funktion der Mechanismus der Nackenblase zum Teil gegründet ist, mächtig und reichlich entwickelt. Sie geht in der Imago fast völlig zugrunde, während bei einigen intersegmentalen Dorsoventralmuskeln, welche mit diesem Mechanismus im Zusammenhange stehen, eine erhebliche Rückbildung eintritt. Die Nackenfaltung zeigt dabei einen erheblichen Unterschied von der imaginalen insofern, als die vordere Nackenfalte *Fa1* in der Imago nicht vorhanden ist, und der vor ihr gelegene vordere Nackenraum völlig verschwindet, bzw. in den Hinterhauptsring aufgeht. Mit den Veränderungen der Nackenfaltung hängen einige Lageverschiebungen zusammen. Die segmentale Dorsoventralmuskulatur, die ventralen und die lang- und doppelt-intersegmentalen dorsalen Längsmuskeln gleichen dagegen — von geringen Größenunterschieden abgesehen — den imaginalen.

b. Die einzelnen Muskelkategorien.

Die ventrale Längsmuskulatur.

Von den in der statistischen Übersicht genannten, für die Imago eingetretenen Änderungen sei hier zunächst noch einmal hervorgehoben,

daß der *O vlm 2* (158) übereinstimmend mit dem Pro- und Mesothorax in beiden Stadien eine Teilfaser an den Trochantin enthält. Für die Auffassung seines über die Medianlinie gekreuzten Verlaufes (einer Erscheinung, welche auch bei andern Insekten beobachtet wird, z. B. bei *Myrmica rubra* (vgl. Janet 1898, Mém. de la société zool. de France, S. 446, M. 40, Pl. VI und Textfig. 15 *C*, S. 422 u. a.) bietet der Vergleich mit den gleichfalls gekreuzten Transversalmuskeln des Hinterhauptsringes *Cm* (177) und des Tentorium *Tm* (178) Interesse. Gleich diesen kann er von einem den abdominalen *rm* (4, 21) ähnlichen Verhalten abgeleitet werden, ohne daß es weiterer morphologischer Spekulationen bedarf. Er bietet durch seinen gekreuzten Verlauf entsprechend der rotatorisch bewegten Körperregion ein vorwiegend kinematisches, weniger ein morphologisches Interesse, und die 1905, S. 448 angestellte, spekulative Betrachtung entsprang der Überschätzung sowohl des morphologischen Prinzips als auch der Annahme von Verlagerungsmöglichkeiten. Der Muskel ist schon im ersten Stadium schwach ausgebildet und zeigt somit keine ontogenetischen Rückbildungserscheinungen.

Die von der Imago bekannten übrigen ventralen Längsmuskeln zeigen in beiden Stadien keine wesentlichen Verschiedenheiten, abgesehen von dem deutlichen Zerfall der seitlichen Längsmuskeln *O vlm 4* und *5* in Teilfasern. Von der dem vorderen Ansatze des *O vlm 3* angeschlossenen Chitinplatte *e* konnte im ersten Stadium noch nichts bemerkt werden. Die Ausbildung der ventralen Längsmuskulatur gleicht also der in der Imago auch hinsichtlich der relativen Stärkeverhältnisse. Es ist darin der Ausdruck gleicher kinematischer Bedingungen in beiden Stadien unverkennbar: Der eigentlich ventrale Bezirk, die Kehlhaut, besitzt mit seinen Platten eine gewisse Stabilität als Widerlager, d. h. als Angel- und als Drehpunkt für die Kopfbewegungen, für einen in beiden Stadien gleichen Mechanismus. Da unmittelbar über diesem Sternalbezirke die Nackenhaut bei Häutungen platzt, so geht die Herauslösung des Tieres aus der alten Haut an dieser Stelle verhältnismäßig leicht von statten ohne jene gewaltsamen Verkürzungen und Drehungen, wie in den übrigen Segmenten. Der Mechanismus der Nackenhaut hingegen bezieht sich auf ganz spezielle, in beiden Stadien recht verschiedene Aufgaben.

Daher knüpft ein Unterschied beider Stadien, bzw. eine bedeutende Entwicklung intersegmentaler Bewegungserscheinungen im Übergangszustande des ersten Stadiums viel mehr an die dorsale Längsmuskulatur an, zu welcher nunmehr auch der 1905 irrtümlich als late-

raler ventraler Längsmuskel aufgefaßte *O dlm 5a* (166) zu rechnen ist. Durch die Auffassung dieses letzteren Muskels als einen dorsalen Längsmuskel sind gewisse Schwierigkeiten, welche 1905 bei der Betrachtung der Imago S. 449, Abs. 3 hinsichtlich der Deutung des Muskels als ventralen Längsmuskel auftraten, beseitigt. Die bei dieser Auffassung aufgetretenen Bedenken sind folgende:

a. Der von den übrigen ventralen Längsmuskeln durch eine andre Muskelkategorie (*O ism*, *O dvm*) getrennte Verlauf des Muskels in

b. einem über der Kehlplatte befindlichen Bezirke; wobei seine sternale oder tergale Natur damals nicht näher untersucht wurde, unter der Voraussetzung, daß er der topographischen Lage entsprechend ein ventraler Muskel sei.

c. Das Fehlen jeglicher Vergleichsmöglichkeit mit ventraler Längsmuskulatur sogar in den extremitätenlosen abdominalen Segmenten. Ein lateral von der medialen Dorsoventralmuskulatur auftretender ventraler Längsmuskel, der etwa dem lateralen Längsmuskel der tergalen Seitenregion *dlm5* symmetrisch sein würde, kommt nämlich überhaupt nicht vor (S. 594f.; Bd. C, S. 740), da eine laterale Entwicklung der sternalen Seitenteile nach Art der tergalen nicht vorliegt. Alle bekannten ventralen Längsmuskeln sind durch ihre Lage medial von der medialen Dorsoventralmuskulatur, zu welcher auch der intersegmentale Dorsoventralmuskel *ism* gehört (vgl. seine charakteristische Beziehung im ersten Abdominalsegment, Bd. C, S. 692f., 743), gekennzeichnet. Die Stellung des Muskels aber als dorsaler Längsmuskel verliert ihren auffälligen Charakter (vgl. 1905, S. 451, Abs. 3 u. S. 449, Abs. 3), im Vergleich tergal bzw. sternal mit den intersegmentalen Dorsoventralmuskeln *ism*, die ja primär zwischen medialer und lateraler dorsaler Längsmuskulatur bzw. (vgl. im Metathorax) im lateralen Sternit, am Ende der Gabelapophyse entspringen. Der exakte Nachweis der dorsalen Natur des Muskels wurde erst durch das Auftreten seines Begleitmuskels *b* im Stadium 1 möglich.

Die dorsale Längsmuskulatur.

Die von der Imago bekannten medialen dorsalen Längsmuskeln *O dlm 1* und *2* (163, 164) sind nicht mehr als nach vorn verlagerte prothoracale dorsale Längsmuskeln anzusehen (vgl. 1905, S. 454 u. 739, 6*b*), sondern sie sind echte dorsale Längsmuskeln der Halshaut, des zweiten Maxillensegmentes. Während in der Imago nur diese doppelt intersegmentalen Muskeln als sogenannte Brückenmuskeln und der laterale *O dlm 5a* (166) vorkommen, bietet das erste Stadium infolge des Auf-

tretens zahlreicher, zum Teil äußerst kräftiger Längsmuskeln, welche innerhalb dieses Stadiums völlig zugrunde gehen, eine sehr auffällige Erscheinung, die in morphologischer Hinsicht eine Klärung in der Beurteilung der Muskelverteilung herbeiführt und in kinematischer Hinsicht noch besonders interessiert durch ihre Beziehung zu dem selbständigen Mechanismus der Nackenblase im Übergangszustande des ersten Stadiums.

Die neuen Muskeln zeichnen sich neben ihrer Massenentwicklung zum Teil durch die wechselnde Verbindung der Teilmuskeln unter Faseraustausch aus. Zunächst wird die Zahl dorsaler Längsmuskeln gegenüber der 1905 in der Imago festgestellten für beide Stadien vermehrt durch die Umdeutung des als ventraler Längsmuskel aufgefaßten *O vlm 5a*, jetzt *O dlm 5a* (166). Dieser Muskel ist ein bleibender Teilmuskel des nur noch im Übergangszustande des ersten Stadiums in großer Massenentwicklung auftretenden, lateral gelegenen, so schnell vergänglichen Hauptmuskels *O dlm 5b* (166), welcher durch seine Ansatzverhältnisse die Natur eines dorsalen Längsmuskels verrät. Wir knüpfen an die bei Besprechung der ventralen Längsmuskeln soeben vorgetragenen Bedenken an: Als unmittelbare, mehr oder minder zwingende Beweisgründe können folgende Tatsachen und Überlegungen betrachtet werden:

a. Der zwischen dem lateralen oberen Rande der hinteren Kehlplatte *a* und dem dorsalen Längsmuskel *O dlm 1a* (162) befindliche enge Seitenraum der Halshaut, in welchem der Muskel verläuft, gestattet es an sich nicht, zu entscheiden, ob er der dorsalen d. i. der weichfaltigen tergalen oder der ventralen Region angehört.

b. Die Stellung des Muskels lateral-seitlich von den tergalen Ursprungsstellen der dorsoventralen Muskulatur trifft gleichfalls zu für den sternalwärts tief hinabreichenden dorsalen Längsmuskel *dlm 5* (3, 36) im tergalen Seitenbezirke der abdominalen Segmente. Dieser Muskel fehlt bekanntlich in den Thoracalsegmenten, wo die Seitenbezirke durch die Flügel mit ihrer Mechanik bzw. im Prothorax durch die mächtige Entfaltung der lateralen - Dorsoventralmuskeln *ldvm* im Zusammenhange mit der Beinmechanik in Anspruch genommen sind. Die Annahme eines lateralen dorsalen Längsmuskels in der Nackenregion stimmt also mit den abdominalen Lagebeziehungen und kinematischen Vorbedingungen überein.

c. Die abdominalen »pleuralen« Seitenbezirke treten in der Form einer weichen, mit einer reichlich entwickelten, der Atmung dienenden dorsoventralen und unterbrochenen Seitenmuskulatur auf, welche

zwischen zwei scharf begrenzten Chitinplatten, dem Tergit und dem Sternit liegt. Wir übergehen die speziellen, mit der Flügelmechanik zusammenhängenden Verhältnisse im Meta- und Mesothorax. Im Prothorax aber trifft mit dem tief seitlich herabsteigenden, die Beinwurzeln fast erreichenden Halsschildseitenlappen die Rückbildung der unterbrochenen Seitenmuskulatur zusammen, während die dorsoventralen Muskeln lateral von der medialen dorsalen Längsmuskulatur als Beinmuskeln besonders entwickelt wurden: Zugleich erfolgt vorn die Reduktion des episternalen Bezirks (S. 515), hinten die regionale Entwicklung des epimeralen Sternellum mit dem S. 521 ff. erwähnten, intersegmentalen Antagonismus zur dorsalen Region. Beziehungen zur Flügelanlage sind im Prothorax nicht einwandfrei erkennbar.

Diese Gesichtspunkte gelten in weit höherem Maße für das Segment der 2. Maxille, in welchem der episternale Bezirk in die hintere Kopfkapsel aufgegangen ist; im epimeralen Bezirke, in der Halshaut aber ist die dem prothoracalen Sternellum entsprechende Kehlhaut — d. i. das Sternellum des zweiten Maxillensegmentes — mächtig entfaltet, und zwar speziell infolge der rotatorisch-intersegmentalen Mechanik und in seinem, vom Prothorax her bekannten (S. 523) Antagonismus zur dorsalen Längsmuskulatur. Für diesen Antagonismus war insbesondere die Existenz des dem *O dlm 1a* homologen und sich in jeder Beziehung diesem gleichartig verhaltenden, prothoracalen dorsalen Längsmuskels *1 dlm 1a* (127) charakteristisch. Außerdem aber ist in der Halshaut neben der unterbrochenen auch die dorsoventrale Seitenmuskulatur bei dem Mangel der Bein- und Atembewegung, und infolgedessen bei dem Mangel einer scharf begrenzten, als Chitinplatte auftretenden tergalen Region restlos verschwunden. In allem dem liegt in einem Bezirke mit einer derartig hoch entwickelten, intersegmentalen Kinematik, wie gerade in der Nackenregion mit der Vielseitigkeit dieser Beziehungen im Unterschied zur Kehlhaut, eine mindestens ebenso günstige Vorbedingung wie im Abdomen für das Auftreten einer vollständigen dorsalen Längsmuskulatur *O dlm 1—5*, die ja als die typische Organisationsgrundlage für jedes Segment charakteristisch ist. Wenn man dieser Überlegung nachgeht, so findet man

d. daß für die Nackenhaut der Bestand einer stark entwickelten tergalen Seitenregion, auch abgesehen von dem kinematischen Gesichtspunkte der intersegmentalen Bewegungsmechanik, aus einem topographischen Grunde ohne weiteres vorausgesetzt werden kann, nämlich: Infolge der Zwischenstellung dieses Segmentes

zwischen dem Prothorax mit seiner mächtigen, seitlichen Entfaltung der tergalen Seitenregion einerseits, der Kopfkapsel anderseits. Der Hauptanteil der letzteren hat als tergale Region zu gelten, die unter einer dem Pronotum analogen kinematischen Begründung im höchsten Maße zu gesteigerter Entfaltung kam. Denn der Gesichtspunkt für die Beurteilung der Kopfkapsel liegt in dem Vorgange der Segmentkomplexbildung, welche den Fortfall aller intersegmentalen Muskeln zur Folge hat, und in welcher die Mechanik der Extremitäten an die Dorsoventralmuskulatur anknüpft. Diese wiederum hat die starke Wölbung der tergalen Kopfkapsel zur Folge (vgl. 1905, S. 506) unter Ausfall aller andern Mechanismen. In eine derartig aufgefaßte Kopfkapsel ist also die rückgebildete episternale Region des zweiten Maxillensegmentes aufgegangen. Es ist also eine Verbindung der beiderseitigen lateral-tergalen Seitenbezirke des Prothorax einerseits, mit dem Hinterhaupte anderseits durch lateral-tergale Längsmuskulatur zu erwarten, vgl. Taf. XXIX, Fig. 49 mit 52 über 51.

e. Wenn man unter dieser Voraussetzung die Ansatzstelle des dorsalen Längsmuskels *O dlm 5b* untersucht, so findet man, daß er hinten in der vor dem lateralen Pronotum befindlichen Intersegmentalhaut ansetzt, in ähnlicher Weise wie der dorsale Längsmuskel *O dlm 1a* im medialen Bezirke. Dabei verhält sich die ventral tiefe Lage der hinteren Ansatzstelle zu dem sternal-pleuralen Beinmuskel *O pm 5* (140) und auch mittelbar zum *I bm 4* (153) ganz analog wie vorn zum Maxillenmuskel *O bm 4* (175, 176), so daß auch in dieser Hinsicht der Auffassung seiner vorderen Ursprungsstelle als eine tergale nichts im Wege steht.

Schließlich ist vorn der Abstand vom dorsalen Längsmuskel ein sehr geringer.

f. Einen letzten Hinweis auf den Charakter des Muskels als dorsaler Längsmuskel erhält man schließlich durch eine Mißbildungserscheinung der seitlichen Halshaut, welche im Falle Nr. 9, Bd. C, S. 611 beobachtet wurde, und welche auch S. 574 erwähnt ist.

Diese zum Nachweis der dorsalen Natur des Längsmuskels angestellten Betrachtungen sollen in ihrer Ausführlichkeit zugleich das Wesen kinematischer Gestaltung erläutern. Diese Gestaltung führt auf der den Segmenten zukommenden, allgemein typischen Grundlage zu den betrachteten extremen Formerscheinungen, mit welchen in der Kopfregion die unsrer Untersuchung zugrunde liegende Segmentreihe endet, vgl. die Erläuterungen zu Bd. C, Tafelfig. 2—10.

Die Ansatzstelle des Teilmuskels *Odlm 5a* an der Pleuralleiste bleibt dabei immerhin merkwürdig.

Alle übrigen dorsalen Längsmuskeln des Nackensegmentes sind nur im Übergangszustande des ersten Stadiums vorhanden. Es sind außer dem lateralen *Odlm 5b* die medialen dorsalen Längsmuskeln *Odlm 0* und *Odlm 1a*.

In morphologischer Hinsicht bieten sie dadurch Interesse, daß sie das zweite Maxillensegment mit seiner im Übergangszustande räumlich so sehr entwickelten tergalen Region in typischen Organisationsverhältnissen vervollständigen und dadurch einen primären Zustand erkennen lassen. Neben der lateralen Längsmuskulatur *dlm5* tritt in der Gestalt des *O dlm 1a* (162) nun in typischer Weise eine einheitliche mediale Muskelmasse auf, welche potenziell den mesothoracalen und metathoracalen dorsalen Längsmuskeln *II*, *III dlm 1* und *2* (48, 82; 49, 83) entspricht und dem prothoracalen *I dlm 1a* (127) völlig gleicht. Ob und in welcher Weise eine der seitlich dorsalen Längsmuskulatur des medianen Bezirks *III*, *II*, *I dlm 3 + 4* (50, 51; 84, 85; 128, 129) entsprechende Muskulatur ausgebildet ist, ist eine theoretische Frage. Wir übergehen sie mit dem Hinweise, daß spezielle Homologien ausgeschlossen sind, daß aber die kurzen dorsalen Längsmuskeln *Odlm 0* (165) als Muskeln des vorderen und des hinteren Nackenraumes in zwei mittlere und zwei paarige, seitliche Gruppen zerfallen in hinter einander geordneter Stellung und mit antagonistischer Bedeutung für den speziellen Mechanismus der Nackenblase; es sei auf die Spezialdarstellung dieser Muskeln verwiesen.

Hinsichtlich des Zusammenwirkens des letzteren speziellen Teilmechanismus mit dem Gesamtmechanismus der Nackenblase während der allgemeinen Vorgänge bei dem Schlüpfen des jungen Tieres aus dem Ei und bei der Embryonalhäutung sollen die in der Einzelbeschreibung angegebenen Anschauungen später zu einem Gesamtbilde vereinigt werden. Jedenfalls verliert dieser ganze Spezialmechanismus der Nackenblase im Normalzustande des Stadium 1 seine Bedeutung, und die Muskeln gehen sehr schnell zugrunde. Dadurch wird also gemäß der Vorherrschaft kinematischer Prinzipien eine morphologische Grundlage in der Halshautregion ebenso gründlich zerstört wie durch den Untergang der medialen Dorsoventralmuskulatur *edvm* im Abdomen; eine für die Erkenntnis der Morphologie des gesamten Thorax uner-

läßliche Grundlage, die also nur durch die Kenntnis des Übergangszustandes des ersten Stadiums vermittelt werden kann.

In morphologisch-kinematischer Hinsicht bedeutungsvoll ist aber die Tatsache, daß der vordere Nackenraum, dem die vordere Gruppe *y* der dorsalen Längsmuskulatur *Odlm0* angehört, mit dieser rückgebildet wird; vgl. hierzu die Transversalmuskeln.

Das nach dem Untergange des Mechanismus der Nackenblase nachembryonal zur Vorherrschaft gelangende und durch die bereits embryonale Anlage der dorsalen Längsmuskeln *Odlm1* und *2* und *Odlm5a* vorbereitete, intersegmental-kinematische Prinzip bedeutet die Lockerung der tergalen Intersegmentalhaut zum Zwecke sehr ausgiebiger, auf die Drehbewegungen besonders des Kopfes bezüglicher, rotatorischer Bewegungsfreiheit, ein Prinzip, dem die in breiter Masse entwickelte, einfach- und kurz-intersegmentale dorsale Längsmuskulatur hinderlich ist, und dem sie völlig zum Opfer fällt.

Die mediale Dorsoventralmuskulatur (vgl. 1905, S. 450—455).

1) Nachtrag zu der 1905 gegebenen Darstellung, gemäß der aus dem Stadium 1 gewonnenen Ergebnisse und neuen Anschauungen.

Wie man auch die Stellung des Längsmuskels der seitlichen Halsregion auffassen mag — die gesamte Dorsoventralmuskulatur bleibt hinsichtlich ihrer Stellung auf jeden Fall als eine mediale innere echte Dorsoventralmuskulatur charakterisiert, für deren Zerlegung aus der theoretisch vorauszusetzenden, einheitlichen Masse die Erfordernisse der rotatorisch-intersegmentalen Bewegung zwischen Prothorax und Kopf zunächst maßgebend gewesen sind (vgl. 1905, S. 453). Da nun durch die im Übergangszustande des ersten Stadiums aufgefundenen Verhältnisse die Organisationsgrundlage des zweiten Maxillensegmentes vervollständigt ist, und weil durch die neuen dorsalen Längsmuskeln die für die Imago erhaltenen Anschauungen sich geändert haben, so sei zunächst eine den neuen Anschauungen entsprechende Gesamtübersicht dieser Muskeln gegeben mit Begründung der Abweichungen gegenüber der Darstellung von 1905. Es entstehen nämlich aus dieser ganzen Betrachtung zwei Fragen. Es muß versucht werden,

a. zwischen intersegmentalen Dorsoventralmuskeln und segmentalen — den abdominalen *edvm* entsprechenden — Dorsoventralmuskeln zu unterscheiden, und es wird gefragt,

b. ob diese Muskeln alle aus der hinteren Gruppe der Dorsoventralmuskulatur stammen; oder ob die Zweiteilung, die in dem getrennten Auftreten von zwei Kehlplatten *a* und *i* mit den Dorsoventralmuskeln *dvm2a* (*dvma*) und der Kehlplatte *i* mit dem Dorsoventralmuskel *dvm2d* (*dvmd*) besteht, auf die den Segmenten zugrunde liegende primäre Zweiteilung der medialen Dorsoventralmuskulatur zurückzuführen ist.

ad b. Diese letztere Frage erscheint zwar bei dem Hinweise auf das erste Abdominalsegment müssig, da man dort mit dem Anschlusse des Segmentes an den Metathorax eine Rückbildung der episternalen Seitenmuskulatur eintreten sieht, unter gleichzeitiger Vereinheitlichung der beiden, — des vorderen und hinteren *edvm* — Dorsoventralmuskeln (vgl. Bd. C, S. 677f.). Gleiches könnte bei gleichem Vorgange auch hier angenommen werden. Es ist jedoch zutreffender, die gesamte Dorsoventralmuskulatur des zweiten Maxillensegmentes als eine allein der hinteren Gruppe der Dorsoventralmuskulatur homologe Muskulatur aufzufassen; da die im Kehlbezirke vorliegende Region ganz ausschließlich als die epimerale Region des zweiten Maxillensegmentes aufgefaßt werden muß, und da allein schon mit dem Ursprung des Maxillenmuskels *bm4* und der ventralen Längsmuskeln am Tentorium die Grenze zwischen epimeralem und episternalem Bezirke bestimmt ist, so daß der Rahmen der hinteren Kopfkapsel, das Hinterhaupt, den gesamten episternalen Teil des zweiten Maxillensegmentes potenziell enthält und der Pleuralleiste mit dem Apodem und der paarigen Apophyse in den Thorakalsegmenten entspricht.

Ferner zeigen die vielseitigen Beziehungen der Muskeln untereinander an, daß sie einem einheitlichen Komplexe entstammen.

ad a. Bei einem Versuche, die dorsoventralen Muskeln gruppenweise zu unterscheiden und die Gesetzmäßigkeiten ihrer Verteilung zu übersehen, ist zunächst noch einmal hervorzuheben, daß Anteile des Prothorax im Hinterhauptsringe nicht vorhanden sind (vgl. das Ergebnis für die dorsalen Längsmuskeln, S. 504, 564), daß also eine Verlagerung »prothoracaler Dorsoventralmuskeln« an das Hinterhaupt nicht mehr angenommen werden kann, wie dies 1905, S. 454, unter Abs. 3 für die

vom Prosternum nach vorn gerichteten intersegmentalen Dorsoventralmuskeln *Oidvm1 + 2* (167, 168)

hypothetisch geschah. Für diese Muskeln ist daher auf eine spekulative morphologische Begründung zu verzichten. Sie sind Neubildungen,

welche in Bezirken mit ausgiebigen und vielseitigen, mit großer Kraftentfaltung verbundenen, auch rotatorischen, intersegmentalen Bewegungserscheinungen auftreten und abgesehen von *Locusta* (vgl. Luks, 1883, Fig. 1*rce*) auch bei andern Insekten, so z. B. Ephemeriden im Abdomen (vgl. Dürken 1907, die Figuren auf Taf. XXV und XXVI, *idvm*) aufgefunden worden sind. Die Beobachtung der Lebensweise der Grillen gibt Aufschluß über die Kraftentfaltung bei Kopfbewegungen, denen die intersegmentale Kraftentfaltung im Abdomen der Ephemeridenlarven bei den Schwimmbewegungen kinematisch analog ist (vgl. auch die doppelt intersegmentalen dorsalen Längsmuskeln, S. 522 u. a.).

Weiteres über die Auffassung und die kinematische Bedeutung dieser Muskeln lehrt ihr Verhalten im ersten Stadium.

Der typisch intersegmentale Dorsoventralmuskel

der Thoracalsegmente tritt als *Oism* (169) und *Oism2* (170) zweiteilig auf, infolge des hier zur Trennung führenden Prinzips des gekreuzten Faserverlaufs, welches bei gleichzeitiger Kontraktion der Muskeln eine Stetigkeit der verbundenen Segmentteile verbürgt (vgl. 1905, S. 501).

Alle übrigen topographisch segmentalen Dorsoventralmuskeln *Odvm2a—d* (171—174) sind nun auch als

echte segmentale dorsoventrale Muskeln

aufzufassen — also nicht als echte intersegmentale Muskeln und ohne eine spezielle Herleitung aus der typisch-intersegmentalen *ism* und *idvm*-Muskulatur, wie sie 1905, S. 454, Abs. 2, geschah. In ihrer Zerlegung tritt eine gewisse Gesetzmäßigkeit der Beziehung zu den intersegmentalen Muskeln hervor, indem der *Odvm2b* als Begleitmuskel des *Oism*, der *Odvm2c* als Begleitmuskel des *Oism2* auftritt. Der *Odvm2a* und *2d* bewahren also den Charakter der segmentalen Stammuskulatur am reinsten, und ihre Zweiteilung geht zusammen mit dem Auftreten von zwei Skeletplatten, der vorderen und hinteren Kehlplatte. Die Beziehungen des *Odvm2a1+2* zu den beiden intersegmentalen *Oidvm*-Muskeln im Stadium 1 bieten dabei besondres Interesse, indem nur diese vier Muskeln in der weichen Nackenhaut ansetzen. Indem letztere, im Stadium 1 auftretenden Beziehungen bereits an dieser Stelle verwertet werden, gelangt man zu folgender Übersicht sämtlicher, dorsoventraler Muskeln (vgl. hierzu 1905, Anm. 7 auf S. 517):

Schema für die Symmetrie der kinematischen Beziehungen der dorsoventralen Halshautmuskulatur im Stadium 1.

	occiput	Nackenfalte		Pronotum
		vordere	hintere	
Tentorium	0	fehlt		fehlt
Vordere Kehlplatte *i*	*2d* (= δ)		vgl. *2 a 1*	fehlt
Hintere Kehlplatte *a* vorn:	*2c* (= γ)		*2 a 1*	*0 ism 2*
» » » hinten:	*2b* (= β)		*2 a 2*	*0 ism*
I cst, Coxosternum des Prothorax	*0 idvm 2* (Imago)	*0 idvm 2* (Stadium 1)	*0 idvm 1*	*I pm 17*

Die rotatorisch-intersegmentale Bedeutung der Halshautregion hat demnach zu einer reichlichen Zerlegung sowohl intersegmentaler als auch segmentaler Dorsoventralmuskeln geführt.

2) Vergleich der Imago mit dem ersten Stadium.

Die Unterschiede zwischen beiden Stadien beziehen sich auf Lageverschiebungen und Größenverschiedenheiten.

Die neuen, vom Prosternum nach vorn gehenden, umgekehrt intersegmentalen Dorsoventralmuskeln *idvm1* + *2* (167, 168) sind im ersten Stadium bedeutend kräftiger entwickelt als in der Imago und stehen durch ihre Größenabnahme im Gegensatze zu sämtlichen übrigen dorsoventralen Muskeln der Halsregion, welche an Größe relativ gleich bleiben oder zunehmen und dadurch den Ausfall an intersegmentaler Kraftwirkung ersetzen, welcher durch den Rückgang der intersegmentalen Dorsoventralmuskeln *idvm1* + *2* eingetreten ist. Dies ist wiederum ein Beispiel des Vicariierens von Muskeln innerhalb der nachembryonalen Metamorphose. Dadurch tritt eine besondere Bedeutung dieser intersegmentalen Dorsoventralmuskeln für den Übergangszustand des ersten Stadiums hervor, wohl im Zusammenhange mit dem Mechanismus der Nackenblase, der Embryonalhäutung und der endgültigen Formgebung des Normalzustandes. Dabei vermögen sie augenscheinlich mit den übrigen, an diesem Mechanismen beteiligten vergänglichen Muskeln, den dorsalen Längsmuskeln speziell zusammenzuwirken. In welcher Weise dies geschieht, kann jedoch nur mit bedingter Sicherheit aus den Ansatzverhältnissen geschlossen werden: Die tergalen Ansatzstellen der Muskeln im lateralen Bereiche der Nackenhaut scheinen geeignet zu sein, unter Sicherung der Beständigkeit der vorderen Nackenfalte durch den vorderen Intersegmentalmuskel *O idvm 2* (168) und unter Regulierung der seitlichen

Nackenblase durch den *Oidvm1* (167) das Auftreten der Nackenblase auf einen ganz bestimmten medialen Raum der Nackenhaut zu konzentrieren, wobei wahrscheinlich auch ein Antagonismus zu den abdominalen Dorsoventralmuskeln in ähnlichem Sinne zur Geltung gelangt, wie bei den dorsalen Längsmuskeln. Sodann kann für die beiden Muskeln eine besondere Bedeutung für den Vorgang der ersten Häutung in der Hinsicht wahrscheinlich gemacht werden, daß sie eine den typisch intersegmentalen *ism*-Dorsoventralmuskeln ähnliche Funktion erfüllen, während es die Bestimmung der letzteren ist, erst im Normalzustande die rotatorischen Bewegungserscheinungen einzuleiten. Dadurch, daß im Normalzustande des Stadium 1 der vordere Nackenraum rückgebildet wird, und daß infolgedessen die vordere Nackenfalte in den Hinterhauptsring aufgeht, setzt der vordere Intersegmentalmuskel *Oidvm2* in der Imago nicht mehr in der weichen Nackenfalte, sondern sekundär am festen Hinterhauptsringe an, ein Ansatzverhalten, welches den echten Dorsoventralmuskeln *Odvm2b, 2c* und *2d* (172—174) schon im ersten Stadium zukommt.

Die typischen intersegmentalen Dorsoventralmuskeln *Oism* und *Oism2* (169, 170) machen die bereits seit der Betrachtung der prothoracalen dorsalen Längsmuskeln bekannten (S. 511, 523), tergalen Verschiebungen medianwärts mit. Sie werden ebenso wie die segmentalen Dorsoventralmuskeln kräftiger, etwa in dem Maße, als die vorgenannten Intersegmentalmuskeln *idvm* an Stärke abnehmen.

Die segmentalen Dorsoventralmuskeln

Odvm2a—d zeigen nur geringe Abweichungen von der Imago, indem für alle eine mehr oder minder deutliche Zunahme der relativen Stärkeverhältnisse beobachtet wurde, wodurch sie die Rückbildung der *idvm* ausgleichen helfen.

Der erste dieser Muskeln *Odvm2a1+2* zeichnet sich im ersten Stadium durch seine weit nach hinten gerückte tergale Ansatzstelle aus. Ohne auf die unsichere spezielle Deutung seiner Funktion einzugehen — er nimmt in einer dem *Oidvm2* ähnlichen Stellung Bezug auf die hintere Seitenwand des hinteren Nackenraumes — sei nur noch darauf verwiesen, daß diese und die beiden intersegmentalen Dorsoventralmuskeln *idvm1+2* im Stadium 1 die einzigen Dorsoventralmuskeln sind, welche in der weichen Nackenhaut ansetzen und bei gekreuztem Verlaufe wahrscheinlich in kinematischer Wechselbeziehung stehen. Daß sich diese Verhältnisse nachembryonal ändern, zeigt die

Verlagerung des hinteren *Odvm2a2* nach vorn an, dessen tergale Ansatzstelle der des *idvm1* in der Imago benachbart ist.

Das Auftreten des zweiten Muskels *Odvm2c* in zwei getrennten Teilmuskeln kann nicht speziell gedeutet werden, hat aber Interesse dadurch, daß umgekehrt der im Stadium 1 einheitliche *Odvm2b* in der Imago eine Anlage zur Zweiteiligkeit zeigt.

Beobachtungen innerhalb der Dorsoventralmuskulatur der Halshaut, z. B. im Übergangszustand Nr. 7 bei den Muskeln *Oidvm2* (168) und *Odvm2b* (172), ferner auch bei den Muskeln *Odvm2b* (172) und *Odvm2c* (173) im Zusammenhang mit dem pathologischen Falle, welcher im Übergangszustande Nr. 9 in der rechtsseitigen Halshaut vorliegt (vgl. Bd. C, Taf. XIX, Fig. 5—11), zeigen einen Faserübertritt zwischen den genannten eng verwandten Muskeln.

Diese Fälle legen die Vermutung nahe, daß es bei der Differenzierung dieser Muskeln aus einer gemeinsamen Masse noch nicht zur völligen Sonderung gekommen sei, welche sich erst im Laufe des späteren Lebens infolge der bestimmt gerichteten Funktionsansprüche immer schärfer vollzieht.

Die Pleuralmuskulatur

fehlt in der Halshaut vollständig, da sie weder durch die dorsoventralen Seitenmuskeln noch durch unterbrochene Seitenmuskeln vertreten ist. Denn der dorsale Längsmuskel des tergalen Seitenbezirks *Odlm5a + b* (166) nimmt, als am meisten lateral gelegener Muskel, den ganzen Seitenraum der Halshaut ein. Das Auftreten der seitlichen Dorsoventralmuskeln sah man ja auch primär entweder an die seitliche Beinbewegung geknüpft — Beteiligung am lateralen Hüftrande — oder an den topographisch scharf ausgeprägten Gegensatz zwischen Tergit und Sternit, welcher im Abdomen bei weicher Flankenhaut mit der respiratorischen Funktion verbunden ist. Beides fehlt in der Halshaut, zumal hier die tergale Region keine nennenswerte, bzw. einheitliche chitinöse Verstärkung zeigt. Eine Rückbildung der pleuralen Region war ja auch bereits im Prothorax eingeleitet.

Die sternale Muskulatur (vgl. 1905, S. 450)

endlich zeigt in der Ausbildung der Muskeln der zweiten Maxille keine Unterschiede beider Stadien. Es sei ein gegenüber den Thoracalsegmenten bestehender Unterschied der zweiten Maxille für beide Stadien betont, der darin liegt, daß eine dorsoventrale Muskulatur sich an der Bewegung der Extremität nicht beteiligt.

Die Transversalmuskulatur

tritt als eine ausschließlich dem Übergangszustande des ersten Stadiums angehörige Muskulatur in großer Massenentwicklung am Tentorium, *Tm* (178) und am Hinterhaupte, *Cm* (177) auf. Sie verläuft diagonal von der einen Körperhälfte in die andre.

Für ihre Auffassung muß auf einen ganz allgemeinen Vergleich mit den abdominalen *rm* (4, 21) hingewiesen werden. Die Muskeln gehen schon innerhalb des Stadium 1 völlig zugrunde. Mit dem Hinweise auf die hinsichtlich ihrer Funktion im einzelnen bereits gegebene Darstellung sei hier auf ihre Bedeutung für den Mechanismus der Nackenblase und für die Herstellung der Normallage der Teile des Tieres verwiesen.

3. Zusammenfassende Vergleichung der aus der Betrachtung der Halshaut im 1. Stadium gewonnenen Ergebnisse mit den imaginalen Zuständen hinsichtlich Skelet und Muskulatur.

Für die Auffassung der Halshautregion haben sich demnach die bereits 1905 S. 453, unten und S. 454 befolgten Grundsätze auch gegenüber dem Befunde am Stadium 1 im wesentlichen bewährt. Die hauptsächlichsten Gesichtspunkte zur Beurteilung dieses sechsten Kopfsegmentes, des Segmentes der zweiten Maxille, beruhen auf folgenden Zusammenhängen:

1. In der Ausgestaltung einer intersegmentalen sternalen Region zu vorherrschender Entfaltung und Bedeutung, d. i. der epimeral-sternalen Region, die dem prothoracalen Bereiche der unpaaren Apophyse, dem Sternellum durchaus gleichwertig ist. Die Kehlhaut der Halsregion ist demnach das Sternellum des zweiten Maxillensegmentes, unter besonderer Differenzierung der rotatorischen Muskulatur mit ihren Folgeerscheinungen hinsichtlich der Ausgestaltung des Integuments: besonders hinsichtlich der Ausbildung von Skeletteilen nach kinematischen Grundsätzen.

2) In dem bereits im Prothorax angebahnten Rückgange des episternalen Bezirks, welcher mit der Vorherrschaft der epimeralen Region zusammen geht und im Segment der zweiten Maxille noch weitergeführt ist. Dabei führt die Hinzuziehung dieses bereits rückgebildeten episternalen Bezirkes mit ihrer Extremität in den Segmentkomplex der Kopfkapsel — unter dem kinematischen Gesichtspunkte der Vereinigung der Mundteile zu einem räumlich konzentrierten Zusammenwirken — dazu, daß dieser episternale Bezirk in den Rahmen

des Hinterhaupts eingeht. Spuren dieses Vorganges kann man im Stadium 1 noch erkennen in der selbständigen, aber schnell zugrunde gehenden dorsalen Längsmuskulatur *Odlm0y* (165) des vorderen Nackenraumes, in dessen Einbeziehung in den Rahmen des Hinterhauptsringes, ferner in der damit zugleich erfolgten nachträglichen Verlagerung des intersegmentalen Dorsoventralmuskels *Oidvm2* (128). Im Einklange damit erscheint die segmentale Dorsoventralmuskulatur, welche hier der hinteren Gruppe der Dorsoventralmuskeln der Hinterleibs- und Brustsegmente entspricht, selbständig neben der intersegmentalen (vgl. Anm. 6).

3. In der reichlichen und mächtigen Entwicklung der intersegmentalen Muskulatur, der gegenüber die segmentale bei dem Mangel der Bein-, Flügel- und Atemmechanismen zurücktritt. Denn selbst die Extremität ist durch Anschluß an die Kopfkapsel samt ihrer nur schwachen Muskulatur stark rückgebildet. Es bestätigt sich ganz besonders durch die Befunde am ersten Stadium, daß dementsprechend die in Betracht kommenden Muskeln, wie es erwartet werden muß, entwickelt sind:

a. Die ventralen Längsmuskeln in einer den imaginalen und denen der Thoracalsegmente gleichenden typischen Ausbildung; denn für diese Muskulatur ergeben sich wie beschrieben gegenüber der Imago die geringsten kinematischen Unterschiede.

b. Die dorsalen Längsmuskeln, welche im Stadium 1 gegenüber der Imago in außerordentlich reicher Entfaltung auftreten, während sie in der Imago zum größten Teile zugrunde gegangen sind.

c. Gemäß der rotatorisch intersegmentalen Mechanik die besondere Entfaltung der rotatorisch intersegmentalen Muskulatur, d. h. eine Zerlegung der intersegmentalen und segmentalen Dorsoventralmuskeln mit entsprechenden Skeletteilen, eine Zerlegung, welche die typischen intersegmentalen dorsoventralen *ism*, die umgekehrt intersegmentalen *idvm* und die segmentalen *Odvm2b* und *c* betrifft.

Hinsichtlich der intersegmentalen Beziehungen ergibt sich dabei ein Unterschied der beiden Stadien:

Im Übergangszustande des ersten Stadiums tritt die rotatorische Funktion zurück, was sich in der geringen Entwicklung der intersegmentalen *Oism* und der segmentalen *Odvm2a—c* Dorsoventralmuskeln zeigt, während die *idvm* in spezieller Beziehung zur Nackenblase mächtig entfaltet sind, zumal sie nicht ausschließlich rotatorisch wirken. Dafür sind im Übergangszustande des ersten Stadiums gegenüber der Imago drei besondere Mechanismen vorherrschend:

a. Der spezielle Mechanismus der Nackenblase, an welchem sich Muskeln mit mittelbarer und unmittelbarer Bedeutung beteiligen. Für diesen Mechanismus kommen in der Halshaut sämtliche dorsalen Längsmuskeln (162, 165, 166: *dlm5b*), die Transversalmuskeln *Cm*, *Tm*, sowie die intersegmentalen Dorsoventralmuskeln *Oidvm1+2* (167, 168) im allgemeinen, ferner die Spezialmuskeln der Nackenblase, die segmentalen dorsalen Längsmuskeln *Odlm0* (165) im besonderen in Betracht. Ihr auf diesen Mechanismus gerichtetes Zusammenwirken mit den thoracalen und abdominalen Muskeln wird im Zusammenhange an andrer Stelle dargestellt werden (vgl. S. 639ff).

b. Der bei der ersten Häutung, der Embryonalhäutung tätige, hier mit ganz besonderen Kraftleistungen der typische und einfach- bzw. kurz-intersegmentalen Längsmuskeln verbundene Häutungsmechanismus, dem die vergänglichen dorsalen Längsmuskeln *Odlm1a* (162) und *Odlm5b* ganz besonders zu Hilfe kommen.

c. Der danach auf die Herstellung des Normalzustandes des Stadium 1 gerichtete Mechanismus, welcher die Zusammenziehung und Verkürzung der Nackenhaut, die Einbeziehung der vorderen Nackenfalte in den Hinterhauptsring und den Untergang des vorderen Nackenraumes mit Verlagerung des vorderen intersegmentalen Dorsoventralmuskels *Oidvm2* (168) zur Folge hat, und für welchen neben den unter *b* genannten dorsalen Längsmuskeln besonders die mediale Gruppe der dorsalen Längsmuskeln *Odlm0y* (165) und die Transversalmuskeln der *Cm*-Gruppe (177) des Hinterhaupts, auch wohl die des Tentorium *Tm* (178) in Betracht kommen.

Im Normalzustande des ersten Stadiums und fortab in der nachembryonalen Metamorphose fallen soeben genannte Mechanismen fort bzw. sie treten zurück.

Ganz in Wegfall kommt der Mechanismus der Nackenblase mit seinen Muskeln.

Die Erhöhung und Lockerung des dorsal-intersegmentalen Spielraumes hat gleichfalls den Fortfall der hinderlichen, einfach intersegmentalen dorsalen Längsmuskeln zur Folge, so daß die lang- und doppelt-intersegmentale Längsmuskulatur *Odlm1* und *2* zur Vorherrschaft gelangt; gleichwie mit dem späteren Vorherrschen des rotatorischen Mechanismus die bereits vorhandenen typisch intersegmentalen Dorsoventralmuskeln kräftiger werden.

Die primäre Organisationsgrundlage des Segmentes der zweiten Maxille kommt durch die räumliche Entwicklung der Nackenregion im Übergangszustande des ersten Stadiums zum Ausdruck, zu-

gleich mit dem typischen Auftreten der danach schnell zugrunde gehenden primären Muskulatur. Dies zeigt, daß das Tergit primär in normaler Weise angelegt wird und alle Anteile enthält, welche — abgesehen von der Spezialmuskulatur der Nackenblase *Odlm 0* (165) — einem typischen Segmente mit undifferenzierter echter Dorsoventralmuskulatur *dvm* zukommen; ein Zustand, den die abdominalen Segmente aufweisen. Dem entspricht neben dem embryonalen Auftreten des medianpaarigen *Odlm 1a* (162) besonders das typische Auftreten eines dorsalen Längsmuskels der tergalen Seitenregion *Odlm 5b* (166). Durch den Wegfall der Muskeln und durch die nachembryonale Verkürzung des tergalen Raumes trägt die imaginale Halsregion den Charakter eines erheblich rückgebildeten Zustandes.

Auch auf Grund der neuen Befunde im ersten Stadium erleiden die bei Besprechung der Imago 1905, S. 452 und 492, Abschnitt g gemachten Ausführungen keine Einschränkung. Der sogenannte »Microthorax« ist der epimeral-sternale Abschnitt eines vollwertigen Segmentes; er ist das Sternellum des Kopfsegmentes der zweiten Maxille.

Göttingen, im Dezember 1911.

Über den Thorax von Gryllus domesticus.

(Ein Beitrag zur Vergleichung der Anatomie und des Mechanismus des Insektenleibes, insbesondere des Flügels.)

Fünfter Teil.

Die nachembryonale Metamorphose im ersten Stadium.

(Eine Untersuchung über die Morphologie und Kinematik der Insektenorganisation in ihrem biologischen Zusammenhange.)

(Zweite Fortsetzung. Schluß)[1].

Von

Dr. Friedrich Voss

(Göttingen).

Mit Tafel XXV—XXIX.

Inhaltsverzeichnis.

[1] Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Bd. C u. CI.

IV. Zusammenfassende Betrachtung der Ergebnisse über das Skelet und über die Muskulatur des Thorax und des vorderen Abdomen im Vergleiche der Imago mit dem 1. Stadium.

(Eine kinematisch-morphogenetische Betrachtung.)

1. Tabellarische Zusammenstellung der einzelnen Muskeln nach den einzelnen Kategorien.

Hierzu die Tabellen I, Bd. C, S. 690, und II, S. 582—584 in Verbindung mit der schematischen Darstellung des Muskelverlaufes Schema I—VI, Taf. XXV—XXVII u. Bd. C, Taf. XXVII f.

Die nachfolgende Übersicht entspricht der Einzelbeschreibung; sie bezweckt in Verbindung mit den genannten schematischen Darstellungen und Tabellen eine kurzgefaßte Erläuterung zu letzteren zu geben,

sowie eine Gesamtübersicht über die verschiedenartige Muskelverteilung in den einzelnen Segmenten und nach den einzelnen Kategorien. Dies soll nur in gekürzter Form geschehen: die eigentliche Aufgabe einer solchen Zusammenstellung wäre die, innerhalb der einzelnen Kategorien das Schicksal des einzelnen Muskels in allen Segmenten zu verfolgen und diesen selbst unter seiner vollständigen Bezeichnung und mit Angabe seines Verhaltens anzuführen:

wie z. B. 60 (1905: 49) / 95 (1905: 80) Musculus dorsoventralis lateralis primus a, *ldvm1a*, segmentaler episternaler dorsoventraler Seitenmuskel: Auf die Flügelbewegung bezogener Teilmuskel des Trochantin-Anteiles *ldvm1* in der vorderen, durch den primären *ldvm4* repräsentierten, episternalen Gruppe der dorsoventralen Seitenmuskulatur; sekundär und nur in den flügeltragenden Segmenten vorhanden, nachembryonal besonders im Metathorax an Stärke und Selbständigkeit der Differenzierung zunehmend. Allgemeine Funktion: Flügelsenker, Spezialfunktion: (Extensor) expansor alae.

Eine derartige Zusammenstellung, welche in knapper Fassung der Eigenschaft und dem spezifischen Verhalten eines jeden Muskels gerecht wird, würde u. a. besonders auf die strenge Durchführung einer prägnanten Doppelbezeichnung des Muskels in topographischem und funktionellem Sinne zu achten haben[1].

Ich beschränke mich in der nachfolgenden Übersicht auf eine nur allgemeine Charakterisierung der Kategorien und verweise auf die in den Tabellen befindliche laufende Nummer des Muskels und auf den beschreibenden Teil.

Es sind in den untersuchten Segmenten einschließlich vom vierten Hinterleibssegmente bis zum Segment der zweiten Maxille, der Halshaut 198 Muskeln in jeder Symmetriehälfte des Körpers beobachtet worden, das sind insgesamt 396 Muskeln der larvalen und imaginalen Stadien; dazu kommt die Muskulatur des Rückengefäßes.

Die Muskeln verteilen sich über die Segmente folgendermaßen:

In den vier vorderen Abdominalsegmenten:

Im vierten Abdominalsegment im ersten Stadium: 16 (bzw. 17, vgl. den *stm*); in der Imago: 13 (bzw. 14); demnach fallen der nachembryonalen Rückbildung drei Muskeln anheim.

Im dritten Abdominalsegment im ersten Stadium: 17 (bzw.

[1] Leider hat Bauer in seiner Darstellung der Muskulatur von *Dytiscus*, Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XCV, sich auf die funktionelle Bezeichnungsweise beschränkt.

Tabelle II. Die Homologien in der Muskulatur im Thorax und im Abdomen von *Gryllus domesticus* im Übergangszustande des ersten Stadiums.

(Vgl. mit der Tabelle I u. II der Imago 1905, S. 375 u. 456.)

Erläuterung: Wo keine Homologien statthaft sind, bedeutet ein »!« Analogie. — Die beigefügten vorangestellten Ziffern beziehen sich auf die in der Beschreibung fortlaufende Nummerierung und haben keine Bedeutung für den Vergleich mit der Imago. Vgl. Tabelle II von 1905. — Hinter den Bezeichnungen der Muskeln sind dort, wo in der Bezeichnungsart eine Änderung gegenüber der 1905 für die Imago gegebenen Darstellung eingetreten ist, die alten Bezeichnungen oder, falls nur die Ziffer der Bezeichnung sich geändert hat, nur diese Ziffer in Klammer hintenangefügt, um den Vergleich mit der 1905, S. 456, gegebenen Tabelle zu erleichtern. — Fettgedruckt sind jene Muskeln, welche nur im Übergangszustand des ersten Stadiums funktionieren, danach aber zugrunde gehen. — »Fehlt« heißt, daß die Muskeln in der Imago vorhanden sind, nicht aber im Stadium 1.

			1.—2. Abdominal-Segment	1. Abdominal-Segment	Metathorax	Mesothorax	Prothorax	Segment der 2. Maxille
Ventrale Längsmuskeln		mediane	(1, 17) *rlm 1*	(33) *Ia rlm 1*	(45) *III ivlm 1* (46) *III rlm 2+3*	— (79) *II rlm 2a+b* (80) *II rlm 3*	(119) *I vlm 1* (120) *I rlm 2a+b* (121) *I rlm 3*	— (158) *O vlm 2a+b* (159) *O vlm 3*
		laterale	(2, 18) *rlm 2*	(34) *Ia rlm 2*	(47) *III rlm 4+5*	(81) *II rlm 4+5*	(122) *I rlm 4a+b* (123) *I rlm 5a+b*	(160) *O rlm 4* (161) *O rlm 5*
		andere, einfach u. doppelt intersegmentale	— — — (19) *IIa irlm 3*	— — — —	— — — —	— — — —	(124) *I rlm 6* (125) *I rlm 7* (126) ***I rlm 8*** —	— — — —
Dorsale Längsmuskeln	mediale	median dorsale	(3, 20) *dlm 1—4*	(35) *Ia dlm 1—4*	(48) *III dlm 1 (1a)* (49) *III dlm 2 (1)*	(82) *II dlm 1* (83) *II dlm 2* — — —	(127) *I dlm 1a*	(162) ***O dlm 1a*** (163) *O dlm 1 α+β+γ* (164) *O i dlm 2* (165) ***O dlm o x+y***
		seitlich dorsale			(50) *III dlm 3* (51) *III dlm 4*	(84) *II dlm 3a+b* (85) *II dlm 4*	(128) *I dlm 3a* (129) *I dlm 3b* —	— — —
		laterale, des tergalen Seitenbezirks	(3, 20) *dlm 5*	(36) *Ia dlm 5*	—	—	—	(166) *O dlm 5a+**b*** *(O vlm 5a)*

Dorsoventrale Muskeln mediale Dorsoventralmuskeln	inter- segmentale	— — — —	— — — —	— — (52) *III i s m* —	— — (86) *II ism* —	— — (130) *I ism* —	(167) *O idvm 1* (168) *O idvm 2* (169) *O ism* (170) *O ism 2*
	vordere Gruppe	(5,22) ***e dvm 1***	(37, 38) ***e dvm 1+2***	(53) *III dvm 1* (54) *III dvm 6* (55) *III dvm 5* —	(87) *II dvm 1* (89) *II dvm 6* (88) *II dvm 5 a+b* (90) fehlt	(131) *I dvm 6+1* (132) *I dvm 5* —	— — — —
	hintere Gruppe	(6,23) ***e dvm 2***		— (56) *III dvm 2* — — (57) *III dvm 3* (58) *III dvm 4* —	— (91) *II dvm 2* — — (92) *II dvm 3* (93) *II dvm 4* —	— (133) *I dvm 2 (7)* — — (134) *I dvm 3+4* *(2+3+4)* (135) *I dvm 8*	(171) *O dvm 2 a 1+2* (α) (172) *O dvm 2 b* (β) (173) *O dvm 2 c 1+2* (γ) (174) *O dvm 2 d* (δ) — — —
Seiten-Muskeln dorsoventrale laterale Dorsoventral-Muskeln	vordere episternale Gruppe	(7, 24) *ldvm 1*	—	(59) *III ldvm 1* *(pm 1)* (60) *III ldvm 1 a* *(pm 2)* (61) *III ldvm 3* *(pm 3)* (62) *III ldvm 4 a+b* *(pm 4)* —	(94) *II ldvm 1+1 a* (95) *(pm 1+2)* (96) *II ldvm 3* *(pm 3)* (97) *II ldvm 4 a+b* (98) fehlt	— — (136) *I ldvm 3* *(pm 4 a)* (137) *I ldvm 4* *(pm 4)* !(146. *I pm 17*)	— — — — —
	hintere episternale Gruppe	(8, 25) *ldvm 2*	(39) *Ia ldvm 2*	(63) *III ldvm 2* *(pm 6)* —	(99) *II ldvm 2* *(pm 6)* —	(138) *I ldvm 2* *(pm 6)* (139) *I ldvm 2 a* *(pm 6 a)*	— —
Seiten-Muskeln unterbrochene sternalpleurale	echte sternal- pleurale (vordere)	(10, 26) *pm 2*	(40) *Ia pm 2*	(64) *III pm 5 a* *III pm 5 b* *III pm 5 c* — —	(100) *II pm 5 a* *II pm 5 b* *II pm 5 c* *II pm 5 d* *II pm 5 e*	— (140) *I pm 5* — —	— — — — —
	sternalpl. Stigmen-M. („mittlere“)	(15, 31) *stm* — (14, 30) *pstm 6*	(42) *Ia stm* — —	— — —	(108) *II stm 1 a+1 b* — —	(147) *I stm 1* (148) *I stm 2* —	— — —

		4.–2. Abdominal-Segment	1. Abdominal-Segment	Metathorax	Mesothorax	Prothorax	Segment der 2. Maxille
Seiten-Muskeln topographisch-unterbrochene: tergal-pleurale	echte tergal-pleurale (hintere)	(12, 28) *pm 4* — (13, 29) *ipm 5*	— — (41) *Ia ipm 5*	(65) *III pm 7* (66) *III pm 8* (72) *III ipm 5*	(101) fehlt (102) *II pm 8a+8x* —	— ! 146. *I pm 17* —	— — —
	Segmentale intratergale Muskulatur	— — — — — —	— — — — — —	(67) *III pm 9* (68) *III pm 10* (69) *III pm 11* (70) (71) } *III pm 12+12a* —	(103) *II pm 9* (104) *II pm 10* (105) *II pm 11* (106) { *II pm 12* — (107) { *II pm 13*	!(141) *I pm 9?* — (142) *I pm 11* (143) *I pm 12* — —	— — — — — —
	Andere „tergal"-pleurale Seitenmusk.	— — — —	— — — —	— — — —	— — — —	(144) *I pm 15* (145) *I ltm 16* (146) *I pm 17* (149) *I bsm 18*	— — — —
	echter Stigmen-M. (intrapleural)	(16, 32) *sti m*	(43) *Ia stim*	—	—	—	—
Sternale Muskeln	Bein-Muskeln	(4, 21) *rm!*	—	(73) *III bm 1* (74) *III bm 2a—c* (75) *III bm 3* (76) *III bm 4* (77) *III bm 5* — — (78a) *III srm 8*	(109) *II bm 1* (110) fehlt (111) *II bm 3* (112) *II bm 4* (113) *II bm 5, +2* (114) *II bm 6* (115) *II bm 7* (116a) *II srm 8*	(150) *I bm 1* (151) *I bm 2* (152) *I bm 3* (153) *I bm 4* — — (154) *I bm 7* (156) *I srm 8*	— — — { (175) *O bm 4a* (176) *O bm 4b+c* — — — —
	andere	— —	— —	(78) *III xm* —	(116) *II xm* (117) *II ifm*	(155) *I xm* —	— —
Transversal-Muskeln		— —	— —	— —	— —	— —	(177) ***O Cm*** (178) ***O Tm***
Darm-Muskeln		— —	— —	— —	(118) *II tim* —	— (157) *I im*	— —
Musk. d. Keimdrüse		—	*gm*	—	—	—	—
				Muskel des Rückengefäßes			

18, vgl. *IIa vlm3*); in der Imago: 14 (bzw. 15) Muskeln; also eine nachembryonale Abnahme um drei Muskeln.

Im zweiten Abdominalsegmente im ersten Stadium: 17; in der Imago: 14 Muskeln; also eine Abnahme um drei Muskeln.

Im ersten Abdominalsegmente im ersten Stadium: 12 (bzw. 11, vgl. *gm*); in der Imago: 10 (bzw. 9) Muskeln; also eine Rückbildung von zwei Muskeln.

Insgesamt treten in den genannten Segmenten demnach im ersten Stadium 62 (bzw. 63) und in der Imago 51 (bzw. 52) Muskeln auf. Es fallen elf Muskeln der nachembryonalen Rückbildung anheim: indem acht Muskeln *edvm* gänzlich verschwinden und drei Muskeln *dlm5* nach dem Fortfall der letzteren zu der Masse *dlm1—5* vereinigt werden.

Im ersten Stadium sind 13 Muskeln kräftiger und 10 Muskeln schwächer ausgebildet als in der Imago. Über die Änderungen in den Stärkeverhältnissen im einzelnen vgl. Bd. C, S. 691.

Im Metathorax:

Im ersten Stadium 34 und in der Imago 35 Muskeln. Es tritt durch Teilfaserbildung *pm12a* (71) eine nachembryonale Zunahme um einen Muskel ein, eine nachembryonale Rückbildung findet nicht statt.

Im ersten Stadium sind fünf Muskeln kräftiger, elf Muskeln schwächer als in der Imago.

Im Mesothorax:

Im ersten Stadium: 35 und in der Imago 39 Muskeln. Eine scheinbare nachembryonale Abnahme der Muskelzahl tritt ein durch die imaginale Vereinigung der beiden *dvm3+4* mit dem *dvm2*; eine Zunahme um sechs Muskeln tritt durch neues Auftreten von Muskeln bzw. infolge Teilfaserbildung ein. Im ersten Stadium sind fünf Muskeln als kräftiger und zehn Muskeln als schwächer nachgewiesen gegenüber der Imago.

Im Prothorax:

Im ersten Stadium 39 Muskeln; (ferner können hier noch drei dorsale Längsmuskeln genannt werden, welche jedoch bei der Halshaut aufgeführt werden müssen). In der Imago: 38 Muskeln.

Es tritt eine nachembryonale Zahlenabnahme um einen Muskel *vlm8* ein und keine Zunahme der Muskelzahl.

Im ersten Stadium sind acht Muskeln stärker und drei Muskeln schwächer entwickelt als in der Imago.

In der Halshaut, im Segment der zweiten Maxille.

Im ersten Stadium 21 Muskeln, gegenüber 17 in der Imago. Es erfolgt eine nachembryonale Abnahme der Zahl um vier Muskeln *Tm*, *Cm*, *dlm0* und *1*, eine zahlenmäßige Zunahme der Muskulatur erfolgt nicht.

Außer den genannten Muskeln gehen noch zwei gesondert auftretende Teilmuskeln zugrunde, *dlm5b* und *dlm1a*.

Im Stadium 1 sind zwei Muskeln kräftiger, vier oder fünf Muskeln hingegen schwächer entwickelt als in der Imago.

Übersichtstabelle über die Zahlenverhältnisse in der Muskelverteilung nach Segmenten und Stadien.

	Stadium 1	Imago	Nachembryonale Zunahme +	Nachembryonale Abnahme −
Die 4 vorderen Abdominalsegmente *IVa–Ia*	62	51		— 11
Metathorax, III	34	35	+ 1	
Mesothorax, II	35	39	+ 6	— 2
Prothorax, I	39	38		— 1
Halshaut, O (2. Maxillensegment)	21	17		— 4
Gesamtzahl	191	180	+ 7	— 18
			+ 191	180
			198	198

Für die Gesamtorganisation der Grille kommen also in jeder Symmetriehälfte des Körpers in den untersuchten Segmenten 198 Muskeln in Betracht, von denen 191 dem Stadium 1, hingegen 180 der Imago eigentümlich sind; dabei entspricht der Zunahme um sieben Muskeln eine Abnahme um 18 Muskeln. Daß die Zählung der Muskeln in gewissem Sinne eine willkürliche bleiben muß, wurde bereits auf S. 619, Bd. C (vgl. S. 559) betont; so könnte die Zahl der zugrunde gehenden Muskeln leicht erhöht werden.

Die Ziffer 198 stimmt mit der Ziffer 178 der laufenden Nummer im beschreibenden Teil nicht überein; der Unterschied beruht auf der nicht besonderen Zählung des vierten Abdominalsegments, wodurch sich die Zahl auf 194 erhöht, und auf der nachträglichen Einfügung, sowie auf der Doppelwertigkeit einzelner Muskeln. Mit Ausschluß des vierten Abdominalsegmentes werden also 182 Muskeln jederseits gezählt, nicht 178 wie im Vortrag Basel, zit. S. 597, Bd. C, angegeben.

Übersicht nach den Muskelkategorien.

Die ventrale Längsmuskulatur.

Musculi ventrales im Abdomen, M. ventrales cephalosterni in der Halshaut, M. metasterni usw. im Thorax.

Im Abdomen typisch erhalten. Nur im Prothorax in reichster und zwar vollständiger Differenzierung.

Medianpaarige Untergruppe oder medianseitiger Komplex.

Einheitlich *vlm1* im Abdomen; mehrfach differenziert *vlm1—3* und *vlm8* im Thorax und in der Halshaut.

Im Metathorax mit mehrfach intersegmentalem Anteil *ivlm1*.

Im Prothorax mit dem vergänglichen coxosternalen Anteil *vlm8*.

Im Thorax mit dem Hüft- und Trochantin-Anteil *vlm2a + b*.

Lateralpaarige Untergruppe oder lateralseitiger Komplex:

vlm2 + 3 im Abdomen, *vlm4 + 5* im Thorax und in der Halshaut.

Im Abdomen mit doppelt intersegmentalem Anteil *ivlm3*.

Im Prothorax mit Spezialanteilen *vlm6* u. *7*.

Die dorsale Längsmuskulatur.

Musculi dorsales im Abdomen, M. dorsales cephalonoti in der Halshaut, pronoti usw. Typisch nur im Abdomen und zwar im Übergangszustande des Stadium 1 erhalten.

a) Mediale Gruppe *dlm1—4*:

Medianpaarige Untergruppe oder medianseitiger Komplex, *dlm1—2*.

In den flügeltragenden Segmenten — *dlm1* im Metathorax — den indirekt wirkenden Flügelsenker entwickelnd.

In der Halshaut und im Prothorax in reichlicher Spezialdifferenzierung von zum größten Teile vergänglichem Charakter.

Lateralpaarige, seitlich-dorsale Untergruppe oder lateralseitiger Komplex, *dlm3—4*.

Im Thorax als Anteile der Präsegmentallamelle: *dlm3*, nach vorn zu immer mehr differenziert, *dlm4* nach vorn zu immer mehr rückgebildet.

In der Halshaut beide nicht vorhanden.

b) Laterale Gruppe *dlm5*.

Musculus dorsalis lateralis, dorsaler Längsmuskel des pleuro-tergalen Seitenbezirks der tergalen Region.

Im Abdomen einheitlich.

Im Thorax nicht vorhanden.
In der Halshaut zweiteilig und zum Teil vergänglich.

Die Dorsoventralmuskulatur.

Mittlere, mediale, medianseitige, innere, echte Dorsoventralmuskeln; Musculi dorsoventrales.

a) Intersegmentale Gruppe.

Musculi dorsoventrales intersegmentales *ism, idvm.*
Im Abdomen nicht vorhanden.
Im Thorax einheitlich.
In der Halshaut zahlreich differenziert.

b) Gruppe des vorderen medialen Dorsoventralmuskels, *dvm1, edvm1.*

Im Abdomen einheitlich und vergänglich.
Im Thorax reichlich entwickelt:

Trochanteranteil *dvm5*, primärer Beinmuskel, zugleich Flügelheber.

Hüftanteile: *dvm6,* primärer Stamm-Muskel als Beinmuskel, mit nicht ausgeschlossener Nebenfunktion als Flügelheber.
dvm1, wohl als sekundärer Beinmuskel.

(NB. Hierüber kann noch nichts Endgültiges gesagt werden. Vgl. S. 744, 798, 802, Bd. C u. 1905, S. 394. 461, 472ff.)

Coxosternaler Anteil, *dvm7,* nur imaginal im Mesothorax und sekundär.

NB. Bei den Insekten mit indirekter Flugmechanik der hauptsächliche, mächtig entwickelte Flügelheber.

In der Halshaut fehlt die vordere Gruppe.

c) Gruppe des hinteren medialen Dorsoventralmuskels *dvm2, edvm2.*

Im Abdomen einheitlich und vergänglich.
Im Thorax reichlich entwickelt:

Trochanteranteil *dvm8*, primär und nur im Prothorax entwickelt.

Hüftanteile: *dvm2,* primärer Hüftmuskel,
dvm3 + 4 sekundäre Teilmuskeln des Hüftanteiles als Flügelheber.

In der Halshaut in Analogie zur intersegmentalen Gruppe nach

der Regel der äquivalenten Beteiligung (vgl. S. 657 u. Bd. C, S. 770) in reichlicher sekundärer Spezialdifferenzierung auftretend.

Die Seitenmuskulatur.

Dorsoventrale lange Seitenmuskeln,

seitliche, laterale, lateralseitige, äußere Dorsoventralmuskeln, Musculi dorsoventrales laterales, *ldvm*; intersegmentale Anteile kommen nicht vor.

In der Halshaut nicht vorhanden.

a) Gruppe des vorderen, episternalen dorsoventralen Seitenmuskels (lateralen Dorsoventralmuskels) *ldvm4*.

Im Abdomen einheitlich, fehlt im ersten Abdominalsegment.

Im Thorax reichlich entwickelt:

Trochanteranteil *ldvm3*, primärer Beinmuskel, zugleich als Hilfsmuskel, Flügelsenker, bei der Flügelbewegung.

Hüftanteil: *ldvm4*, primärer Stamm-Muskel als Beinmuskel.

Trochantinanteile: *ldvm1* als sekundärer Beinmuskel; *ldvm1a*, Teilmuskel des Trochantinanteiles als sekundärer Flügelsenker.

Coxosternaler Anteil: *ldvm14*, sekundärer Flügelmuskel, nur imaginal und im Mesothorax.

b) Gruppe des hinteren, epimeralen, dorsoventralen Seitenmuskels (seitlichen Dorsoventralmuskels) *ldvm2*, primär.

Im Abdomen einheitlich.

In den flügeltragenden Thoracalsegmenten einheitlich als Hüftmuskel und zugleich als Flügelsenker.

Nur im Prothorax mit dem primären Trochanteranteil *ldvm2a*.

Unterbrochene sternalpleurale und tergalpleurale Seitenmuskeln.

Kurze Flankenmuskeln, Musculi laterales, *pm*. In der Halshaut nicht vorhanden.

Sternalpleuraler Muskel

nur vorn, d. h. episternal entwickelt, im Abdomen *pm1* und *2* und im Thorax *pm5*; in beiden Segmentkomplexen je in spezifischer Differenzierung. Im Prothorax einheitlich, im Mesothorax besonders reichlich differenziert:

pm5a primärer Hüftanteil, *pm5b* u. *c* sekundäre Trochantinanteile; *pm5d* u. *e* sekundäre coxosternale Anteile.

Sternalpleurale Stigmenmuskulatur, Musculi laterales stigmatici usw. *stm, pstm* im Abdomen und im Thorax mit verschiedenem, aber analogem Verhalten.

Tergalpleurale Muskulatur,

nur im hinteren, epimeralen Seitenbezirk entwickelt, im Abdomen und Thorax in fast homologer Anlage auftretend.

Segmentaler Anteil: im Abdomen *pm4* bzw. im Thorax *pm7* von primärem Charakter, fehlt im ersten Abdominalsegment und im Prothorax.

Intersegmentaler Anteil *ipm5* von primärem und abdominalem Charakter, im Thorax nur metathoracal beobachtet.

Intratergale Muskulatur.

Musculi laterales intratergales *pm9—13*, im pleurotergalen Seitenbezirk der tergalen Region; nur im Thorax vorhanden. In den flügeltragenden Segmenten vollständig und gleichartig entwickelt, im Prothorax teilweise rückgebildet.

Spezialmuskulatur

von tergalpleuralem Verhalten ist im Prothorax entwickelt *pm* (bzw. *ltm, bsm*) *15—18*, in den flügeltragenden Segmenten *pm8*.

Echter Stigmenmuskel.

Musculus lateralis peritrematis, *stim*, einheitlich und nur im Abdomen entwickelt.

Die sternale Muskulatur.

Musculi sternales, Sternalmuskeln, im Abdomen Bd. C, S. 693f. als ventrales transversi, Quermuskeln, *rm*, einheitlich; im Thorax in der Quere und mehrfach der Länge nach zerlegt und meist als pedales, *bm*, Beinmuskeln oder mit Spezialfunktionen betraut *srm, zm*[1], *ifm* auftretend.

Vordere Gruppe des *bm1* im Thorax.

Hüftanteile: äußerer *bm1* primär, innerer *bm3* sekundär.

Trochanteranteil: *bm4* primär, in der Halshaut als einziger Anteil reichlich differenziert.

Chordotonaler Anteil[2]: *srm8*.

Hintere Gruppe des *bm2* im Thorax,

in der Halshaut nicht entwickelt.

Hüftanteile: äußere *bm2* primär und *bm5* sekundär, innerer *bm6* sekundär.

Anteil der unpaaren Apophyse *bm7* sekundär.

---

[1] Über den sternalpleuralen Charakter des *zm* vgl. Anmerkung 7, S. 677.

[2] Vgl. hierzu Bd. C, S. 498ff.

Die Transversalmuskulatur
nur in der Halshaut entwickelt und vergänglich.

Eine in vorstehendem Sinne durchgeführte, die Individualität des Teilmuskels innerhalb einer Kategorie und deren Gruppen berücksichtigende tabellarische Vergleichung kann innerhalb einer bestimmten Tierart unschwer durchgeführt werden und als Endergebnis einer morphobiologischen Auswertung anatomischer Befunde gedacht werden. Erst dadurch ist man imstande, in die feineren Wechselbeziehungen morphologischer und kinematischer Bedingungen einzudringen. Ein Endziel besteht darin, diese Übersicht nicht nur innerhalb einer Ordnung anzustellen, sondern über sämtliche Insektenordnungen auszudehnen: Bei dem Versuche, der Existenz eines einzigen Teilmuskels in allen Entwicklungsstadien in allen Segmenten, bei Vertretern aller Ordnungen nachzugehen, wird man unter Berücksichtigung allgemeiner und biologischer Gesichtspunkte über die Beziehungen des Auftretens, des Zugrundegehens, der Zerlegung, der Zunahme oder Abnahme in den Stärkeverhältnissen, der Verlagerung, der funktionellen Aufgaben, über die morphologische und historische Bewertung eines Muskels Aufschluß erhalten. Man wird, wenn man auf solche Weise von primären Organisationstypen ausgeht und die Umwandlungen schrittweise verfolgt, zum Verständnis der Organisation auch jener einseitig und hochspezialisierten holometabolen Typen gelangen, welche am jenseitigen entfernten Ende einer langen Entwicklungsreihe stehen, und bei denen als caenogenetisch bezeichnete Vorgänge vieles in der Organisation verwischt und unverständlich gemacht haben (vgl. Bd. C, S. 594, 597 ff., 755 f.).

2. Zusammenfassende Übersicht über das Skelet und die Muskulatur nach den einzelnen Muskelkategorien.

(Vgl. 1905, S. 458, Abschn. G a.)

Die Zusammenfassung der bisher je für ein einzelnes Segment im Zusammenhange betrachteten Muskelverteilung nach allgemeinen Gesichtspunkten hat es zunächst mit einem Versuche der einheitlichen Auffassung je einer Kategorie und der Deutung ihrer Einzeldifferenzierung zu tun (vgl. die einleitenden Bemerkungen vor den Einzelbeschreibungen S. 636 ff., Bd. C, die Zusammenfassung der Kategorien nach den einzelnen Segmenten (S. 702, 739, 472, 520, 575), ferner die 1905 bei der Darstellung der Imago gegebenen Betrachtungen.

Bei dem Vergleiche mit letzterer wird sich aus den Änderungen

zeigen, in wie hohem Maße das Studium der larvalen Muskelverteilung im ersten Stadium zur klaren Auffassung von der morphologisch-kinematischen Ausbildung der Muskulatur beigetragen hat, von Verhältnissen, die sich ohne die notwendige Voraussetzung gerade des Übergangszustandes des ersten Stadiums, also ohne die Grundlage embryonaler Charaktere, garnicht klären lassen, da letztere aus kinematischen Gründen nachembryonal verschwinden. Die nachfolgende Zusammenstellung wird es daher in viel höherem Maße mit sicher gestellten, noch weniger spekulativen und hypothetischen Ergebnissen zu tun haben, als sie es auf Grund der Befunde allein an der Imago für einen Teil der Fragen imstande war.

Als wesentlich veränderte Tatsachen in morphologischer Richtung treten hierbei auf: die Auffassung von der speziellen Ausgestaltung der dorsalen Längsmuskulatur, die Ansichten über die Kategorien der Seitenmuskulatur, ferner die Beziehungen der letzteren, insbesondere der lateralen Dorsoventralmuskeln zur medialen Dorsoventralmuskulatur.

a) Die intersegmentale Längsmuskulatur.

(Vgl. 1905, S. 458.)

1. Allgemeines.

Wir knüpfen an die aus dem imaginalen Befunde heraus entwickelte Übersicht an.

Rückgang und Erhöhung der intersegmentalen Mechanismen.

Der Vergleich der Imago mit dem ersten Stadium hat in der Tat gezeigt, daß die intersegmentalen Mechanismen im ersten Stadium gegenüber der Imago vorherrschen, daß also im fertig ausgebildeten, geflügelten Zustande eine Konzentration der Segmente unter dem Einflusse der Flügelmechanik erfolgt. Dies zeigt sich ganz allgemein darin,

1) daß einige intersegmentale Längsmuskeln beider Kategorien schwinden oder an Stärke abnehmen,

2) daß eine Zunahme des gekreuzten Verlaufs der Fasern eintritt, also eine geringe Lageverschiebung innerhalb der Teilmuskeln und Teilbündel während der nachembryonalen Metamorphose. Es wurde bei verschiedenen Gelegenheiten betont, daß der gekreuzte Faserverlauf ungeachtet dessen, daß er eine gewisse Bewegungsmöglichkeit zuläßt, den freien intersegmentalen Spielraum beschränkt und die Stetigkeit der gegenseitigen Lagebeziehungen zwischen den Segmenten erhöht (S. 464, 486, 510f., 563; vgl. 1905, S. 501; Anm. 19, S. 520).

So trifft man demnach einerseits in den Thoracalsegmenten vom Mesothorax bis zum ersten Abdominalsegment auf eine nachembryonale Erhöhung der intersegmentalen Festigkeit, die als ein Vorläufer der Bildung von Segmentkomplexen [vgl. hierzu die Muskelverbindung zwischen Gabelapophyse und Apodem durch den Gabelseitenmuskel *zm* (78, 116, 155)] aufgefaßt werden kann.

Anderseits zeigt es sich, daß in den Bezirken mit erhöhter intersegmentaler Beweglichkeit, wie sie die Halshaut und das vordere Abdomen in der Übergangszone zwischen dem ersten und zweiten Abdominalsegment sind, diese Erhöhung und Lockerung der intersegmentalen Kinematik noch nachembryonal zu weiterer und endgültiger Ausgestaltung kommen. Das sind Vorgänge, die man mit dem Untergange dorsaler Längsmuskeln im zweiten Maxillensegment und im Pronotum beginnen, bzw. im letzteren zudem an Lageverschiebungen der seitlich dorsalen Längsmuskeln anknüpfen sieht.

Als charakteristische Merkmale dieser erhöhten intersegmentalen Kinematik darf man nennen: Mediane Konzentration von Längsmuskeln, wenigstens an einem ihrer Endbezirke (vgl. die Längsmuskeln *Odlm1+2*, 163, 164 und *Idlm3a+3b*, 128, 129), das Zusammenrücken also der bilateralen Anteile unter Rückgang der beiderseitigen lateralen Verbindung der Segmente, welche eine solche Beweglichkeit stören würde; die Längenzunahme einfach intersegmentaler Längsmuskeln [vgl. z. B. *Odlm1*, dessen kurzer Teilmuskel, der Ast *Odlm1a* (163) zugrunde geht] und das Auftreten doppelt intersegmentaler Längsmuskeln, sogenannter Brückenmuskeln im Nackenraume und im ventralen Abdomen; schließlich das Fehlen des gekreuzten Faserverlaufs.

Daß die intersegmentale Kinematik durch das Eingreifen rotatorischer Teilmechanismen in Anknüpfung an Transversalmuskeln, wie den ventralen Längsmuskel *Ovlm2a+b* (158) und an die Dorsoventralmuskulatur, ferner durch Spezialfunktionen wie den Mechanismus der Nackenblase in gewissen Richtungen vermehrt, bzw. ausgestaltet werden kann, zeigt die Betrachtung der einzelnen Kategorien. Der Übergangszustand des ersten Stadiums zeigt also die besprochenen Gegensätze der intersegmentalen Beziehungen in den beiden divergenten Körperregionen noch nicht so scharf durchgeführt, wie in der Imago unter der besonderen Form, daß die kinematische Ausgestaltung — wie sie erst nachembryonal zur völligen Herrschaft gelangt — die morphologische Grundlage noch nicht so sehr umgestaltet hat, als dies in späteren Zuständen und Stadien der Fall ist.

Häutungen.

Sehen wir aber einmal von dem Ausgangspunkte unsrer Betrachtung, der intersegmentalen Konzentration, bzw. Lockerung ab, so wirkt ein weiterer Unterschied in den intersegmentalen Beziehungen der Segmente auf die Muskulatur umgestaltend zurück. Es ist der verschiedene Grad der intersegmentalen Kraftwirkung, welcher bei der Embryonalhäutung einerseits, den nachembryonalen Häutungen anderseits beansprucht wird.

Die Embryonalhäutung, in welcher das Tier unter Überwindung der einer Häutung nicht günstigen Gliederstellungen der Embryonallage ohne äußere Hilfsmittel allein auf die Wirkungen der intersegmentalen Kräfte angewiesen ist, — es sei denn, daß die Eischale, innerhalb welcher das Embryonalhäutchen in der Regel verbleibt, diese Haut zurückhält — geht unter viel größerer Kraftentfaltung vor sich, als die späteren nachembryonalen Häutungen. Es ist dies ein Unterschied, mit welchem die Abnahme der Stärkeverhältnisse innerhalb der intersegmentalen Muskulatur — auch der dorsoventralen — in den nachembryonalen Stadien gegenüber dem Übergangszustande des ersten Stadiums zusammenhängt.

Ein weiterer Gesichtspunkt von großer Bedeutung hinsichtlich des Verhaltens der intersegmentalen Muskeln knüpft sich an die Natur der Beziehungen zwischen der segmentalen und der intersegmentalen Mechanik. In dieser Hinsicht bietet der Tergalbezirk mit der segmentalen Flügelkinematik und die sternale Region mit der segmentalen Beinmechanik Analoges, was im einzelnen später ausgeführt wird.

Nach diesen Voraussetzungen treten wir an die Betrachtung der beiden Kategorien heran.

2. Die ventrale Längsmuskulatur.

(Vgl. 1905, S. 458, *a1a*.)

Sie tritt innerhalb der medialen Dorsoventralmuskulatur auf und verläuft im Thorax oberhalb der sternalen Muskeln *bm*, im Abdomen unterhalb der Quermuskulatur *rm*. Eine ventrale Längsmuskulatur eines lateralen Seitenbezirkes wie im Tergit gibt es also nicht, da die Sternalplatten unter geringer Entfaltung der Seitenteile keine bedeutende Breite besitzen, S. 564, u. Bd. C, S. 740.

Es läßt sich aber ein weiterer Grund von morphologischer Bedeutung dafür anführen, weshalb ein Längsmuskel des ventralen Seitenbezirks fehlt. Dieser Grund ist das Ergebnis der Betrachtung, welche an die tergalen Bezirke und an die ausschließliche Innenstellung der medialen Dorsoventralmuskulatur hinsichtlich der Bein-

und Flügelbewegung anknüpft (S. 601). Es ist nämlich offenbar, daß der im Tergit des zweiten Maxillensegmentes und in den Abdominalsegmenten vorhandene laterale dorsale Längsmuskel 5 in den Thoracalsegmenten infolge der tief greifenden Bedeutung fehlt, welche die Beinkinematik durch die Beanspruchung der tergalen Seitenteile für diese Segmente gewonnen hat. Insbesondere zeigen die flügeltragenden Segmente, daß der Raum des lateralen Tergits durch die Flügelanlage beansprucht ist; ein Gesichtspunkt, der auch bei der verwandtschaftlichen Stellung des Prothorax zu den flügeltragenden Segmenten für den Prothorax gleichfalls nicht gänzlich ausgeschlossen ist. Die laterale dorsale Längsmuskulatur fehlt also nur in diesen drei Segmenten, für welche das Moment der Flügelentwicklung eine — phylogenetisch gesprochen — durchaus sekundäre Bedeutung gegenüber dem des Beinbesitzes hat. Es ist also annehmbar, daß die mit der Entwicklung der Beine verknüpften morphogenetischen Vorgänge von einer weit tiefer greifenden Bedeutung für die Umgestaltung der sternalen Seitenteile sind als diejenigen der Flügel im tergalen Bezirke. Es ist demnach eine ventrale Längsmuskulatur des sternalen Seitenbezirkes um so weniger zu erwarten, um so mehr die Beine im phylogenetischen Sinne als ältere Bildungen angesehen werden müssen, und um so allgemeiner verbreitet man diese Organe am Körper der gegliederten Tiere, insbesondere der Gliederfüßler findet. Es ist hierfür von grundlegender Bedeutung, daß der Besitz von Abdominalbeinen für alle Insekten als ein primärer Charakter angenommen werden muß, da sich deren Anlage in irgendeiner Stufe der Entwicklung bei Insekten zeigt. Mit andern Worten: Die Ausgestaltung der Beine beansprucht in ähnlicher Weise sternal die sternalen Seitenteile — mit etwa vorhandener Muskulatur — wie es in den flügeltragenden Segmenten tergal unmittelbar durch die Flügel, wie es im Pronotum mittelbar durch diese, ferner unmittelbar durch die besondere Beinkinematik außerdem geschieht. Sie hat den Untergang des sternalen Seitenbezirks derart zur Folge, daß er auch bei sekundärer Rückbildung der Beine nicht wieder zur Entfaltung gelangt, vgl. S. 607 u. Bd. C, S. 774.

In der Art ihres Auftretens nehmen daher die Beine in einer den Flügeln und der lateralen dorsalen Längsmuskulatur *dlm5* analogen Weise eine Zwischenstellung zwischen der medialen und lateralen Dorsoventralmuskulatur ein. Mit dem Fortfall der Beine in den Abdominalsegmenten ist eine Annäherung der beiden Kategorien dorsoventraler Muskeln gegeben mit dem Charakter einer sekundären Erscheinung, da eine trennende, ventrale

Längsmuskulatur des sternalen Seitenbezirkes nicht (mehr?) vorhanden ist. Daß zudem in der tergalen Region die laterale dorsale Längsmuskulatur *dlm5* außerhalb der Thoracalsegmente bestehen bleibt, entspricht der Unmöglichkeit, für die Abdominalsegmente und das zweite Maxillensegment Entwicklungsvorgänge anzunehmen, welche irgendwie auf die Anlage von Flügeln gerichtet sind; denn eine Umgestaltung dieser Seitenteile ist auch phylogenetisch undenkbar.

Die ventrale Längsmuskulatur zerfällt in eine mediane und laterale Gruppe, deren Zerlegung je in einzelne Muskeln in der Richtung von hinten nach vorn zunimmt und demnach im Prothorax am weitesten vorgeschritten ist, auch in der Kehlhautregion trotz der Rückbildungserscheinungen in den nur wenigen gegenüber dem Prothorax noch erhalten gebliebenen Muskeln eine Steigerung erfährt. In der Halshaut entspricht die geringe Zahl der Muskeln der morphologischen Rückbildung dieses Bezirkes, die erhöhte Zerlegung der lateralen Muskeln aber den kinematischen Grundsätzen.

Beide Gruppen folgen in den Thoracalsegmenten den als Apophysen bekannten Erhebungen des sternalen Skelets, wie 1905 bereits näher ausgeführt ist.

Die mediane Gruppe

bildet im Prosternum und im Metasternum je einen *vlm1* (45, 119) aus, die beide im ersten Stadium — ersterer durch seine Zweiteiligkeit, letzterer durch sein allgemein primitives Verhalten — einen primären Zustand vorführen. Für den zweiten ventralen Längsmuskel *vlm2* der Thoracalsegmente wurde die Beteiligung am Hüftrande und am Trochantin für beide Stadien festgestellt.

Während die mediane Gruppe im Abdomen durch einen einzigen paarigen Muskel vertreten ist, *vlm1* (1, 17, 33), tritt in den Thoracalsegmenten nach Maßgabe der hinteren Ansatzstellen eine stärkere Zerlegung ein, *vlm1—3*, welche im Mesothorax und besonders im Prothorax an die Beziehungen der unpaaren Apophyse zu benachbarten Skeletbezirken anknüpft.

Im Prothorax findet man neben dem typischen *vlm1—3* (119—121) in dieser Hinsicht noch die besonderen Teilmuskeln *I vlm6—8* (124 bis 126), von denen der *vlm8* schon im ersten Stadium zugrunde geht, da er der speziellen Embryonalkinematik angehört.

Im Abdomen wird die erhöhte intersegmentale Kinematik durch das mehrfach intersegmentale Verhalten des metathoracalen *III vlm1* mit seinen Ästen veranschaulicht. Im Gegensatze zu den Thoracal-

segmenten geht in den Abdominalsegmenten mit der Erhöhung der intersegmentalen Kinematik jedoch keineswegs die Sonderung besonderer intersegmentaler Bezirke zusammen. Das ganze Segment hat dort in der Richtung der Längsachse eine ausschließlich intersegmentale Mechanik, während sich letztere in den Thoracalsegmenten mit der segmentalen Kinematik der Beinmechanik in das Segment zu teilen hat, was zu dem bekannten Gebilde der unpaaren Apophyse und dem Auftreten eines Sternellum führt.

Die laterale Gruppe

ist im Abdomen durch den einheitlichen *vlm2* (2, 18, 34) vertreten, welcher jedoch im zweiten Abdominalsegment den erhöhten intersegmentalen Anforderungen durch einen doppelt intersegmentalen Muskel gerecht wird. Ihm entspricht im Thorax der vierte und fünfte Längsmuskel *vlm4* + *5*, welcher in der Richtung nach vorn in den einzelnen Segmenten eine gesteigerte Zerlegung zeigt.

Beide Gruppen

zeigen im Imaginalstadium gegenüber der Ausbildung im Stadium 1 Unterschiede: Während die Muskeln im Abdomen im Übergangszustande des ersten Stadiums schwächer ausgebildet sind und dadurch in vikariierender Wechselbeziehung zur dorsoventralen Muskulatur, auch der seitlichen, zu stehen scheinen, sind im Thorax die Muskeln beider Gruppen im Stadium 1 teils kräftiger entwickelt — *vlm2a* + *b* —, teils stärker in Teilfasern zerlegt — *vlm4* + *5* —. Ausnahmen machen einige kinematisch weniger bedeutende Muskeln der unpaaren Apophyse.

Lageverschiebungen treten innerhalb der Muskeln nach Maßgabe der eingangs erwähnten Grundsätze auf.

In der Zunahme besonders der abdominalen Muskeln ist also eine Faservermehrung durch nachembryonale Beanspruchung unverkennbar, während die übrigen Unterschiede auf den Wechsel der Kraftwirkungen und Beziehungen bei den Häutungen zurückgeführt werden müssen. Auch lassen sich Beziehungen zur Beinmechanik wahrscheinlich machen, anscheinend auch in dem Verhalten des *vlm2a* + *b*.

3. Die dorsale Längsmuskulatur.

Die durch die Untersuchung an der Imago gewonnenen Anschauungen sind durch die Befunde am ersten Stadium erheblich erweitert worden.

Die dort bereits für den Thorax durchgeführte Unterscheidung

einer medialen, d. h. medianpaarigen Muskulatur von einer lateralen dorsalen Längsmuskulatur trifft auch im ersten Stadium zu und kann hier sogar auf die abdominale Längsmuskulatur übertragen werden. Diese Unterscheidung entspricht aber nicht der für das Abdomen 1905 bereits festgestellten und durch das Dazwischentreten eines intersegmentalen Dorsoventralmuskels *III ism* (52) gekennzeichneten Unterscheidung einer lateralen Längsmuskulatur von einer medialen im ersten Abdominalsegment der Imago, worüber 1905 auch nichts Näheres ausgesagt werden konnte. In dem imaginalen lateralen dorsalen Längsmuskel *dlm5* (*dlm2*, 1905) des ersten Abdominalsegmentes aber liegt — abgesehen von dem *Odlm5a* (166) der Halshaut, dessen Deutung 1905 bei dem Mangel jeder Vergleichsgrundlage nicht möglich war — der einzige Hinweis auf die Grundlage jener bedeutsamen Muskelverteilung, welche erst im Stadium 1 klar zutage tritt, d. h. die dorsale Längsmuskulatur zerfällt prinzipiell in eine mediale Obergruppe *dlm1—4* und in eine laterale *dlm5*, letztere die Obergruppe des pleurotergalen Seitenbezirks der tergalen Region.

Erstere, die mediale Gruppe, befindet sich medialseitig, einwärts von der medialen Dorsoventralmuskulatur und innerhalb des Pericardialseptum, vgl. die Textfig. 27 u. 35, Bd. C, und die Angaben von Heymons (zit. Bd. C, S. 600) 1895, S. 68 und auf dessen Taf. XI, Fig. 88. Diese spezielle Lagebeziehung habe ich nicht im einzelnen verfolgt, doch ist es mit Sicherheit annehmbar, daß auch die lateralpaarige Untergruppe (innerhalb der medialen Obergruppe) *dlm3 + 4* in den Bereich des Pericardialraumes fällt. Die laterale Gruppe *dlm5* liegt lateralseitig der medialen Dorsoventralmuskulatur *edvm* und *dvm*, zwischen dieser und den dorsoventralen Seitenmuskeln *ldvm* und außerhalb des Pericardialseptum. In dieser typischen Anordnung tritt sie im Übergangszustande des ersten Stadiums in den betreffenden Segmenten auf und zwar in einer ziemlich gleichartigen, durch den Charakter einer primären Entwicklungsstufe ausgezeichneten Ausbildung an den gleichartig als einfache Platten ausgebildeten tergalen Skeletteilen. Die Gleichartigkeit zeigt sich darin, daß in den Abdominalsegmenten die Fünfteiligkeit der dorsalen Muskulatur deutlich zutage tritt, solange die mediale Dorsoventralmuskulatur der Abdominalsegmente noch nicht zugrunde gegangen ist; ferner in den, den abdominalen so ähnlichen Lagebeziehungen der einzelnen Muskeln zueinander in den Thoracalsegmenten, in welchen diese einen primären Charakter tragen; schließlich in dem Auftreten

der beiden Hauptgruppen im Segment der zweiten Maxille: Alles Verhältnisse, die sich meist bereits im Normalzustande des ersten Stadiums geändert haben.

Anderseits bestehen schon im Übergangszustande des ersten Stadiums in den Thoracalsegmenten Anzeichen der eigenartigen Entwicklung, welche die Muskulatur in der Imago genommen hat.

Diese Anzeichen beruhen

a. auf zwei kinematischen Grundlagen, welche im morphologischen Sinne tiefgreifend umgestaltend gewirkt haben: Auf der Beinmechanik mit ihrer dorsoventralen Seitenmuskulatur und auf der Flügelmechanik, welche gleichfalls — abgesehen von der medialen Dorsoventralmuskulatur — die seitlichen Dorsoventralmuskeln in besonderer Weise beansprucht. Es fehlt daher auch schon im Übergangszustande des ersten Stadiums in allen drei Thoracalsegmenten die laterale dorsale Längsmuskulatur *dlm5*, da der von ihr eingenommene Bezirk in diesen später flügeltragenden Segmenten speziell durch die Flügelanlage in Anspruch genommen ist.

In allen drei Thoracalsegmenten aber kann die Beinmechanik, wie sie einmal in hervorragender Weise an die beiden Kategorien der Dorsoventralmuskulatur anknüpft, gleichfalls und allein schon als eine Vorbedingung für den Fortfall der lateralen dorsalen Längsmuskeln *dlm5* gedacht werden, da die dorsoventrale Seitenmuskulatur der Beine die Seitenteile der tergalen Rückenplatte kinematisch beansprucht; dies wird bei der Betrachtung der thoracalen Seitenwand weiter ausgeführt werden. Daß die Beinmechanik allein schon ausreichen kann, den Fortfall der lateralen dorsalen Längsmuskeln zu begründen, zeigt in ganz besonderem Maße das Pronotum, wo die besondere Beanspruchung durch die Beinkinematik und die damit verbundene Zerlegung der medialen, besonders aber der lateralen Dorsoventralmuskulatur in zahlreiche und kräftige Teilmuskeln zu einer besonderen Entwicklung und räumlichen Ausdehnung des tergalen Seitenbezirks geführt hat mit Unterdrückung der lateralen Längsmuskulatur und auch eines Teiles — *dlm4* — der seitlich dorsalen Untergruppe (vgl. S. 596 oben).

Die Kinematik der Nackenblase und des Vorganges der Embryonalhäutung aber geben in der Halsregion Gelegenheit zur Verwertung der morphologischen Grundlage in Form der typischen intersegmentalen Vertreter des medialen und des lateralen Bezirks. Diese Muskeln gehen danach zwar zugrunde, sie bleiben aber auch in den nachembryonalen Stadien durch Begleitmuskeln vertreten, welche bereits embryonal angelegt wurden und durch ihre Längenentwicklung als lang oder

doppelt intersegmentale Längsmuskeln den erst nach dem Übergangszustande des ersten Stadiums durchgeführten, speziellen intersegmentalen Anforderungen gerecht werden. Diese Anzeichen beruhen ferner

b. auf der eigenartigen Entwicklung, welche das Pronotum und die Nackenregion unter den Anforderungen der erhöhten intersegmentalen Bewegungsfreiheit nehmen, auf Vorgängen, die bereits im ersten Stadium zu den Verschiebungen der seitlich-dorsalen Untergruppe *dlm3* gegen die Medianlinie hin, und zu dem Ausfalle dieser durch die laterale Längsmuskulatur *dlm5* ersetzten Untergruppe in der Nackenregion geführt haben. Daß diese Ausgestaltungen aber erst in der nachembryonalen Metamorphose vollendet werden, verleiht dem primären Befunde im ersten Stadium ein besonderes Interesse, zumal auch noch durch den Umstand, daß die Zweiteilung des seitlich-dorsalen Längsmuskels *dlm3* (128, 129) im Pronotum durch den homologen Muskel des Mesothorax (84) im Stadium 1 wenigstens noch zu morphologischem Ausdrucke gelangt (S. 512 u. Anm. 8).

In allen den besprochenen Ausgestaltungen und Vorgängen erkennt man, wie im Thorax die morphologische Grundlage in ihren bereits gegebenen Einzelheiten weiter ausgestaltet wird, indem die Teilmechanismen, welche an die gegebenen Bedingungen anknüpfen, dieselben verwerten oder deren Rückbildung zur Folge haben, progressive Rückbildungserscheinungen, von denen schon 1905, S. 489, die Rede war. Sie bedeuten: Trennung der gegebenen Einheiten, deren Weiterentwicklung oder deren Rückbildung.

Anders ist es im Abdomen, wo nach dem Fortfall der medialen Dorsoventralmuskulatur unter der Vorherrschaft sehr einfacher intersegmentaler Beziehungen die gesamte dorsale Längsmuskulatur zu einem gleichförmigen tergalen Muskelbelage vereinheitlicht wird, der die Spuren der morphologischen Grundlage nicht mehr erkennen läßt, abgesehen vom ersten Abdominalsegment, wo sich ein intersegmentaler Dorsoventralmuskel in typischer Zwischenstellung zwischen der medialen und lateralen Längsmuskulatur erhalten hat, deren Vereinigung verhindernd. In diesem Vorgange kann eine regressive Rückbildungserscheinung gesehen werden. Sie bedeutet hier Konzentration der gegebenen Einheiten und der Differenzierungen.

b) Die mediale Dorsoventralmuskulatur.

(Mittlere innere echte Dorsoventralmuskeln, vgl. 1905, S. 460.)

Die Stellung der medialen Dorsoventralmuskulatur ist durch ihre Beziehung zur Längsmuskulatur charakterisiert, indem sie als eine

innere Muskulatur entfernt von der pleuralen Region den Körper durchquert. Sie nimmt tergal den seitlichen Teil des median-dorsalen Bezirkes ein und überläßt den tergalen Seitenteil der lateralen dorsalen Längsmuskulatur und den dorsoventralen Seitenmuskeln. Ventral, wo sternale Seitenteile nicht zu besonderer Ausbildung gelangen, trifft sie sich mit der seitlichen Dorsoventralmuskulatur (vgl. S. 595). Tergal aber ist sie durch die laterale dorsale Längsmuskulatur *dlm5* oder deren Raum einnehmende Bildungen (Flügel) von der dorsoventralen Seitenmuskulatur getrennt. Es entspricht der morphologischen Stellung dieser Muskeln im Innenraume des Körpers, daß sie sich tergal an der Bewegung der im lateralen Tergalbezirke entwickelten Flügel derart beteiligen, daß sie sich ausschließlich an deren medialer Seite, in deren tergalem Gelenkbezirke beteiligen; ebenso wie sie sternal ausschließlich am Innenrande der Hüfte verteilt sind, wobei sie in beiden Fällen den Außenbezirk der Extremität der Pleuralmuskulatur überlassen.

Von dieser Grundlage sei zunächst die

1. intersegmentale Dorsoventralmuskulatur

betrachtet, welche allein für die Thoracalsegmente charakteristisch ist und der hinteren Gruppe der medialen Dorsoventralmuskeln zugerechnet werden muß. Sie bewahrt tergal und sternal die der Dorsoventralmuskulatur eigne Außenstellung zur ventralen, bzw. die Zwischenstellung innerhalb der dorsalen Längsmuskulatur, erleidet aber in den vorderen Thoracalsegmenten, besonders im Prothorax eine medianwärtige Verschiebung längs der Gabelapophyse.

In ihrer Bedeutung als rotatorische Muskulatur wird sie in der Halshaut besonders vorherrschend, zumal sie dort in zwei prinzipiell verschiedenen Anteilen — außer der typischen *ism* in einer umgekehrt intersegmentalen *idvm*-Muskulatur — vertreten ist, mit denen aber, wie der Übergangszustand des ersten Stadiums zeigt, noch andre, besondere Funktionen verbunden sind.

Eine gewisse Rückbildung des Rotators *ism* in den zwei flügeltragenden Thoracalsegmenten während der nachembryonalen Metamorphose läßt auf das Nachlassen der intersegmentalen Beweglichkeit zwischen denselben schließen; wie anderseits die Verstärkung dieser Muskeln im zweiten Maxillensegment auf die nachembryonale Erhöhung der rotatorisch-intersegmentalen Mechanik hinweist.

Im Abdomen fehlt der Muskel bei dem Mangel jeglicher rotatorischer Aufgaben innerhalb des abdominalen Segmentkomplexes, indem

die Abdominalsegmente als Ganzes dem Thorax rotatorisch angeschlossen sind.

2. Die segmentale Dorsoventralmuskulatur.

zerfällt in eine vordere und in eine hintere Gruppe, deren Zerlegung im einzelnen bei der 1905 gegebenen Darstellung der Imago bereits betrachtet worden ist.

Diese Zweiteilung ist allen Segmenten eigentümlich und tritt noch im Übergangszustande des ersten Stadiums in den Abdominalsegmenten in jener typischen Weise auf. Diese Muskulatur ist in den Abdominalsegmenten zu jener Zeit in besonderer Massenentwicklung ohne spezielle Differenzierungen entwickelt und erfüllt dort im Zusammenhange mit den Vorgängen des Schlüpfens aus dem Ei und der Embryonalhäutung ihre ursprüngliche Aufgabe, das Volumen des Hinterleibes durch Zusammenschnüren der Segmente zu verringern. Man erkennt darin die primäre, typische Funktion als Compressores (constrictores) abdominis, die im Übergangszustande des ersten Stadiums in bedeutender Entfaltung sich geltend macht; eine Funktion, die auch den thoracalen Dorsoventralmuskeln ungeachtet ihrer Nebenaufgaben in erster Linie zukommt. Nach Erledigung ihrer Aufgabe geht diese Muskulatur der Abdominalsegmente schon innerhalb des ersten Stadiums völlig zugrunde, ohne daß sie im einzelnen zerlegt worden wäre.

Es ist im höchsten Grade wahrscheinlich, daß auch bei den übrigen Insekten diese Muskulatur nach Erfüllung ihrer Aufgaben im Übergangszustande des ersten Stadiums nachembryonal zugrunde geht, da z. B. die im Hinterleibe der Ephemeriden auftretende Dorsoventralmuskulatur anscheinend der Kategorie dorsoventraler Seitenmuskeln angehört.

In den Thoracalsegmenten tritt eine Zerlegung im einzelnen ein, welche an spezielle Mechanismen verschiedener Art anknüpft. Als erste Sonderung in dieser Hinsicht ist der intersegmentale Dorsoventralmuskel, ein Rotator, zu erblicken. Sodann ist die Bewegung der Beine für die Zerlegung der Muskeln bestimmend gewesen, als deren Ergebnis man das im ersten Stadium bereits getrennte Auftreten fast sämtlicher Dorsoventralmuskeln auch in den flügeltragenden Segmenten ansehen kann.

Im Prothorax ist die Zerlegung besonders weit gegangen und hat zur Ausbildung eines Trochantermuskels der hinteren Gruppe geführt.

Im Segment der zweiten Maxille knüpft die Zerlegung der hinteren

Gruppe in besonderer Weise an die rotatorischen Aufgaben dieser Region an.

Schließlich knüpft in den flügeltragenden Segmenten die Flügelbewegung an die bereits vorhandene dorsoventrale Beinmuskulatur an und führt zu der weiteren Ausgestaltung bereits vorhandener und neuer Muskeln zu Flugmuskeln.

Diese allgemeinen Betrachtungen beziehen sich auf beide Gruppen der Muskeln. Bei dem Vergleiche der hinteren Gruppe mit der vorderen fällt jedoch das ungleiche Verhalten beider auf. Während im Abdomen die vordere Gruppe der hinteren an Größe nachsteht, während die Ausbildung beider Gruppen in den flügeltragenden Segmenten hinsichtlich der Bein- und Flügelbewegung gleichartig und gleichwertig erscheint, tritt im Prothorax zwar noch keine Rückbildung der vorderen Gruppe an sich auf (abgesehen von den fehlenden Flügelmuskeln), wohl aber ein Vorherrschen der hinteren Gruppe. Dieser Unterschied ist im Segmente der zweiten Maxille bei dem Anschlusse der zweiten Maxille an die Kopfkapsel bis zum Fortfalle des vorderen Thoracalbezirks samt seiner Muskulatur weiter geführt, so daß die vordere Dorsoventralmuskulatur dort nicht mehr vorhanden ist, vgl. 1905, Anm. 13, S. 519.

Die Unterschiede aber, welche bei einem Vergleiche des Übergangszustandes des ersten Stadiums mit der Imago von Bedeutung scheinen, sind keine prinzipiellen, sondern nur noch graduelle. Sie treten durch eine Massenzunahme der Flügelmuskeln in der Imago hervor, während sich einzelne Muskeln durch ihre relative Größenübereinstimmung als ausschließliche Beinmuskeln verraten. Ebenso nehmen die Muskeln der Halshaut an Masse zu.

Geringe Lageverschiebungen treten im nachembryonalen Larvenleben auf, welche — mit der Entfernung von der primären Grundlage verbunden — die typische imaginale Lagebeziehung der Muskulatur endgültig ausgestalten. Aber auch in dieser Hinsicht ist die prinzipielle Grundlage imaginaler Lagebeziehungen schon im ersten Stadium dadurch gegeben, daß die typischen, den imaginalen fast gleichen Lagebeziehungen der Dorsoventralmuskulatur den Vorgang der Flügelentwicklung verraten; ein Nachweis, der den Grad größter Wahrscheinlichkeit besitzt.

c) Die Seitenmuskulatur, Pleuralmuskulatur.

Die Anschauungen über die Seitenmuskulatur, die Pleuralmuskulatur im Thorax oder die Flankenmuskulatur im Abdomen, haben auf

Grund der Befunde am Übergangszustande des ersten Stadiums eine bedeutende Umänderung gegenüber derjenigen Darstellung erfahren, welche sich auf die zur Beurteilung dieser Verhältnisse nicht ausreichende imaginale Muskelverteilung stützte, während zur Erkenntnis der tatsächlichen Grundlage die im ersten Stadium gefundenen Muskeln unentbehrlich waren. Es ist an andrer Stelle eingehend nachgewiesen (Bd. C, S. 755ff. bei der Besprechung des Metathorax), daß die lateralen Dorsoventralmuskeln im Abdomen, welche in der Imago dort die einzigen vorhandenen Dorsoventralmuskeln sind, nicht als echte Dorsoventralmuskeln aufgefaßt werden und nicht mit den thoracalen Dorsoventralmuskeln homologisiert werden dürfen, wie dies bisher immer geschehen ist. Es ist vielmehr eine speziellere Homologie innerhalb dorsoventraler Muskeln durchführbar geworden; denn die echte mediale Dorsoventralmuskulatur des Abdomen geht im ersten Stadium völlig zugrunde, während die seitliche Dorsoventralmuskulatur ungeachtet der Rückbildung mehrerer Muskeln typisch erhalten bleibt. Damit ergab sich eine Vergleichsbasis für den Thorax und die Möglichkeit, dort die Kategorie der dorsoventralen Seitenmuskeln oder Pleuralmuskeln (einer lateralen Dorsoventralmuskulatur) von vornherein als morphologische Grundlage vorauszusetzen und ihr Verhalten im einzelnen zu prüfen.

Für die Kategorie der seitlichen Dorsoventralmuskeln kamen jene langen Seitenmuskeln in Frage, welche teils als ausschließlich sternalpleurale, infolge mechanischer Beanspruchung verlängerte Beinmuskeln *ldvm4* (*pm4*) geführt wurden, von welchen teils nachgewiesen wurde, daß sie als echte, mit dem Entstehen der Flügel lateral verschobene Dorsoventralmuskeln und zwar als direkte Abkömmlinge der medialen Dorsoventralmuskulatur aufzufassen seien. Dieser Nachweis für die episternalen langen Flügelmuskeln *ldvm1*, *1a* und *ldvm3* (1905: *pm1*, *2* und *3*) gelang, mußte aber für den epimeralen langen Flügelmuskel *ldvm2* (*pm6*), wenn er auch wahrscheinlich war, doch hypothetisch bleiben.

Der derart nachgewiesene, dorsoventrale Charakter aller dieser Muskeln ist nunmehr durch das erste Stadium bestätigt worden, wenn auch auf einer andern Grundlage, für welche eben die Muskelverteilung im Abdomen des Übergangszustandes des ersten Stadiums die unentbehrlichen Tatsachen liefert, vgl. Bd. C, S. 755ff.

Die Kategoriengruppe der Pleuralmuskulatur enthält also jetzt noch teils jene langen dorsoventralen Seitenmuskeln, welche bei der Darstellung der Imago teils als sternalpleurale verlängerte Beinmuskeln, teils als lateral verlagerte

echte Dorsoventralmuskeln aufgefaßt wurden. Sie enthält sie als die neue Kategorie der dorsoventralen Seitenmuskeln oder der seitlichen Dorsoventralmuskeln, um welche die Kategorie der unterbrochenen — sternalpleuralen und tergalpleuralen — Seitenmuskeln vermehrt wird, welch letztere Muskeln auf Grund der imaginalen Zustände 1905 als pleurale Muskulatur allein zur Darstellung kamen.

Die Punkte 2 und 3 meines Aufsatzes 1906 (citiert auf S. 623) sind dementsprechend abzuändern.

In ebenso entsprechender Weise ist die 1905 auf S. 470 gegebene[1] Zusammenfassung abzuändern: Es ist von einer sekundären pleuralen Verschiebung dorsoventraler Muskulatur keine Rede mehr, da eine seitliche Dorsoventralmuskulatur auch im Prothorax primär besteht.

Diese neue Kategorie der dorsoventralen Seitenmuskeln entspricht jenen Muskeln, welche von Breed und Amans unter Vermeidung der funktionellen Bezeichnungsweise eine ähnliche Bezeichnung im topographischen Sinne bekommen haben, wie sie in vorliegender Darstellung befolgt ist; sie wurden als die »Lateral-dorsoventral«-Gruppe Breeds, als die Gruppe Muscles latéro-dorsaux Amans' benannt. Es sei ausdrücklich hervorgehoben, daß diese topographische Bezeichnungsart sich auf keine morphologische Grundlage stützen konnte, da der morphologische Charakter der Muskeln noch nicht im Zusammenhange untersucht und begründet worden ist. Daher ist es auch gekommen, daß an die Lösung einer Reihe von Fragen, die für die allgemeine Auffassung der Insektenorganisation wichtig sind, wie z. B. die Flügel und Tracheenkiemen usw., nicht herangetreten werden konnte.

Es ist aber noch eine dritte Kategorie von Muskeln hinzugekommen, welche sich topographisch nach Art tergalpleuraler Muskeln verhalten und 1905 bei der Darstellung der Imago auch als solche geführt wurden. Die ventralen Ansatzstellen dieser Muskeln jedoch befinden sich in einem hochgelegenen Bezirke der thoracalen Seitenwand, welcher bisher als »pleural« aufgefaßt wurde, nun aber als tergaler Seitenbezirk gelten muß. Dadurch unterscheiden sich die genannten topographisch-tergalpleuralen Seitenmuskeln als intratergale von den in morphologischem Sinne echten tergalpleuralen Muskeln, deren ventrale Ursprungsstellen sich tief in der thoracalen Seitenwand befinden und zwar in einem Bezirke, welcher etwa der Mitte der abdominalen Flankenhaut entspricht. Der Nachweis für diese Anschauung ist bei der Betrachtung

[1] und im Zoologischen Centralblatt 1906, Bd. XIII, S. 721, referiert.

der metathoracalen Muskulatur, S. 806ff., geführt worden. Zu der Kategorie der unterbrochenen Seitenmuskeln, der sternalpleuralen und der tergalpleuralen, kommen also noch zwei weitere Kategorien hinzu, die langen dorsoventralen Seitenmuskeln und die zur Seitenmuskulatur nicht mehr zu rechnenden intratergalen »tergalpleuralen« Seitenmuskeln, an deren Betrachtung wir nun herantreten.

1. Die dorsoventralen Seitenmuskeln.

Die Muskeln der Kategorie der seitlichen Dorsoventralmuskeln setzen am seitlichen Rande der tergalen bzw. sternalen Region an und bezeichnen deren laterale Grenze gegen die pleurale Region, die Seiten- oder Flankenregion, über welche sie also als eine lange Muskulatur von dorsoventralem Verhalten hinwegsetzen.

In den Abdominalsegmenten ist sie am Rande der tergalen bzw. sternalen Platten angeheftet; sie reguliert dort die Entfernung derselben in einer der medialen Dorsoventralmuskulatur *edvm*, welche geschwunden ist, analogen Hilfsfunktion als compressores (constrictores), mit der speziellen Bedeutung für die weiche, der Atmung dienende Flankenhaut, ohne deshalb als spezielle Atemmuskulatur gelten zu können.

Im Thorax gibt sie in gewissem Sinne ihr topographisch randständiges Verhalten auf und verteilt sich in zahlreichen Teilmuskeln auf die Fläche des lateralen Seitenbezirkes, wie dies besonders das Pronotum zeigt. Im Thorax fällt zudem der kinematische Gegensatz zwischen weichhäutiger, beweglicher Flankenregion einerseits, dorsalen und ventralen Skeletgebilden anderseits fort. Die im Abdomen weichhäutige pleurale Region wird im Thorax zur kräftig chitinisierten, einheitlichen Platte der thoracalen Seitenwand im Zusammenhange damit, daß diejenigen der dorsoventralen Seitenmuskeln, welche an der Beinbewegung ausschließlich beteiligt sind, im punctum fixum eine feste Stütze durch den Anschluß des Hüftgelenks erfordern. Eine solche Stütze ist geschaffen durch die einheitliche Chitinplatte der thoracalen Seitenwand, welche gegen die Hüftgelenkpfanne mit einem Vorsprunge, dem Hüftgelenkkopf endet, und welche an die Stelle der weichen Flankenhaut tritt. So werden tergale und pleurale Bezirke zu einer skelettalen Einheit verbunden, welche im Thorax wohl überhaupt nicht unterbrochen werden würde, wenn nicht tergal die Mechanik der Flügel im imaginalen Stadium dies erforderlich machte. Eine solche Vereinheitlichung der tergalen und pleuralen Region ist im ersten Stadium bei der vorherrschenden Beinkinematik noch durch-

aus verwirklicht, und sie ist bei andern Insektenordnungen in sehr zahlreichen Beispielen vorhanden.

Ist durch diese Lagebeziehungen der morphologische Charakter der dorsoventralen Seitenmuskulatur im allgemeinen bereits festgelegt, so kommt noch folgendes im speziellen hinzu:

Tergal bestehen ein beträchtlicher Gegensatz und eine räumliche Abtrennung von der medialen Dorsoventralmuskulatur durch die Zwischenstellung der lateralen dorsalen Längsmuskulatur *dlm5*, die Längsmuskulatur des tergalen Seitenbezirks, zwischen beiden Kategorien der Dorsoventralmuskeln, oder, wenn diese, wie es in den flügeltragenden Segmenten der Fall ist, fehlt, durch die Zwischenstellung der Flügel in der Imago, der Flügelanlage im ersten Stadium.

Nur im Pronotum wird dieser Gegensatz unkenntlich, indem dort mit dem Ausbleiben der lateralen dorsalen Längsmuskulatur *dlm5* und der Flügelanlage die dorsoventralen Seitenmuskeln auf den tergalen Seitenbezirk medialwärts übergreifen.

In der sternalen Region, wo eine ventrale Längsmuskulatur des sternalen Seitenbezirks fehlt, und wo der sternale Seitenbezirk analog den Flügeln der tergalen Region in die Anlage der Beine aufgegangen ist, ist im Abdomen eine Annäherung der beiden Muskelkategorien der seitlichen und medialen Dorsoventralmuskeln eingetreten. Denn man kann im Abdomen die Rückkehr zu primären Zuständen, welche etwa gemäß einer theoretischen Voraussetzung in der prinzipiellen Annahme einer ventralen Längsmuskulatur auch des sternalen Seitenbezirkes gesehen werden könnte, nicht erwarten. Auch im Abdomen sind die Beine ein phylogenetisch alter Erwerb, welcher nach seiner völligen Rückbildung die Wiederkehr primitiver Zustände in den tiefgreifend umgestalteten Bezirken nicht zuläßt. Diese Beziehung kann auch kinematisch aufgefaßt werden; sie wurde bereits (S. 595 u. Bd. C, S. 774) eingehend erörtert.

Schließlich entspricht es der Gegenüberstellung der dorsoventralen Seitenmuskeln gegenüber der medialen Dorsoventralmuskulatur, daß man erstere ausschließlich im lateralen Seitenbezirke am lateralen Seitenrande, am Außenrande der Beine und Flügel, unter Ausbildung besonderer Skeletteile — Trochantin, Pleuralgelenkplatten der Flügelgelenkteile — ihren kinematischen Aufgaben obliegen sieht, wie dies die mediale Dorsoventralmuskulatur am Innenrande der Beine und Flügel — Tergalgelenkplatten — besorgt.

Beide Kategorien halten sich dabei völlig getrennt; ein Übergreifen der einen in das Gebiet der andern findet nicht statt. Durch

die Behauptung ihrer ausschließlichen Stellung am Vorder- bzw. Hinterwinkel der Hüfte gegenüber der dorsoventralen Seitenmuskulatur wird die mediale Dorsoventralmuskulatur jedoch als Hauptmuskulatur der Beine gekennzeichnet, neben welcher die lange Seitenmuskulatur jedoch gleichfalls von wesentlicher Bedeutung erscheint.

Die Analogien und Gesetzmäßigkeiten im Auftreten von Teilmuskeln beider Kategorien sind bereits besprochen (vgl. S. 802). Die dorsoventralen Seitenmuskeln treten im thoracalen Seitenbezirke ganz nach Art der medialen Dorsoventralmuskeln in zwei Gruppen auf: in einer vorderen episternalen, welche dem Episternum der thoracalen Seitenwand angelagert ist, und in einer hinteren epimeralen Gruppe, welche dem epimeralen Bezirke der thoracalen Seitenregion, dem Epimeron angehört, und welche an deren Spezialmechanismen teilnehmen.

Die Sonderung dieser episternalen und epimeralen Bezirke auch in bezug auf die Unterscheidung der Flügelgelenkteile und der Flügelfläche, auch in kinematischer Hinsicht, wurde 1905 bei Besprechung der Flügelmechanik zusammengefaßt. Beide Gruppen sind gleichzeitig mit der Bewegung der Beine und Flügel betraut.

Innerhalb der beiden Gruppen tritt eine spezielle Sonderung in verschiedenem Grade ein.

In der episternalen Gruppe der dorsoventralen Seitenmuskeln tritt eine reichliche Zerlegung in Teilmuskeln auf, welche in den flügeltragenden Segmenten am meisten gesteigert ist, und welche mit der besonderen Bedeutung des Costalgelenkes (vgl. 1905, S. 646 ff.) für die Flügelmechanik verbunden ist. Im Prothorax ist die Bildung von Teilmuskeln zwar eingeschränkt; sie besteht jedoch noch in solcher Weise, daß sie als die Grundform der Muskelzerlegung — ausschließlich durch die Beinmechanik begründet — gelten kann und auch den flügeltragenden Segmenten zugrunde gelegt werden darf. In allen drei Thoracalsegmenten tritt also die primäre Grundlage der Muskelverteilung mit der Beinmechanik in einer gleichen Weise auf. Während aber in den flügeltragenden Segmenten diese Spezialisierung in der Ausbildung besonderer und besonders kräftiger Flügelmuskeln weiterschreitet, tritt im Prothorax bei dem Mangel der Flügelbewegung diese Spezialisierung zurück, und sie wird zudem noch eingeschränkt durch die gegenüber dem epimeralen Bezirke geringere Bedeutung des episternalen Bezirks für die Beinbewegung. Der Prothorax trägt also Anzeichen von Rückbildung in zweierlei Richtung gegenüber den flügeltragenden Segmenten.

Im Abdomen tritt die vordere Seitenmuskulatur — abgesehen von einem Teilbündel der Intersegmentalfalte — einheitlich auf; sie ist aber im ersten Abdominalsegment nicht vorhanden, worin der spätere, auch äußere Anschluß des Metathorax an das erste Abdominalsegment bereits vorgebildet erscheint (vgl. hierzu Bd. C, S. 698, 701).

Im Meta- und Mesothorax reich zerlegt, ist sie im Prothorax bei der rückgängigen Bedeutung des episternalen Bezirks vermindert und fehlt gänzlich im zweiten Maxillensegment, wo der episternale Bezirk in den Segmentkomplex der Kopfkapsel aufgegangen ist.

Die hintere epimerale Gruppe tritt, mit Ausnahme im Prothorax, einheitlich auf mit der gleichzeitigen Bedeutung des Muskels als Bein- und Flügelmuskel. Der Mangel der Zerlegung trifft zusammen mit der geringen Komplikation der Flügelmechanik unter Beteiligung eines tergalpleuralen Muskels, welcher im Episternum fehlt, und mit dem Mangel eines Zwischenskeletstückes am lateralen Hinterrande der Hüfte. Nur im Prothorax tritt ein Trochantermuskel hinzu, wobei eine weitere Zerlegung der beiden Muskeln in Teilmuskeln eintritt; alles Anzeichen der besonderen Bedeutung einer nach hinten gerichteten Beinmechanik im epimeralen Bezirke.

Im ersten Stadium sind die Muskeln im wesentlichen schon in gleicher Weise vorhanden wie in der Imago.

Abweichungen zeigen bei einem Vergleiche beider Stadien die Abdominalsegmente dadurch, daß die langen Seitenmuskeln beider Gruppen an Stärke abnehmen. Diese Beziehung mag den besonderen mechanischen Anforderungen im Übergangszustande des ersten Stadiums entsprechen, indem diese Muskeln einmal den medialen Dorsoventralmuskeln *edvm* bei dem Schlüpfen des Tieres aus dem Ei und bei der Embryonalhäutung zu Hilfe kommen, ferner indem sie sich an den nachembryonalen Häutungen beteiligen, wonach sie im Übergangszustande der Imago abermals rückgebildet werden. Von den vorderen Seitenmuskeln bleibt der Muskel im zweiten Abdominalsegment am stärksten erhalten im Zusammenhange mit der Mechanik der Parasternalplatte.

Im Thorax treten in den flügeltragenden Segmenten gleichfalls Lageverschiebungen ein in Verbindung mit der Größenzunahme der Flügelmuskeln, während diese im Prothorax im wesentlichen unverändert bleiben.

Ein charakteristischer Unterschied des ersten Stadiums von der Imago besteht in der Kontinuität der tergalen und pleuralen Region; diese Kontinuität wird erst nachembryonal infolge des Auf-

tretens von Flügelgelenkteilen tergal unterbrochen. Es ist von besonderer Bedeutung, daß die Lagebeziehungen der langen Seitenmuskeln beider Stadien wesentlich gleich sind. Die Muskeln sind im ersten Stadium in gleicher Weise unterhalb einer seitlichen tergalen Falte — morphologisch im Bereiche des tergalen Seitenbezirks — angeheftet, wie sie im Imaginalstadium sich unterhalb der Flügelansatzstelle in Verbindung mit »pleural« gelegenen Skeletteilen der thoracalen Seitenwand vorfinden, welche sich nun ohne weiteres als Teilstücke des tergalen Integumentes erweisen. Dadurch ist die tergale Seitenfalte als die Flügelanlage genügend gekennzeichnet. Wir kommen hierauf zurück (S. 623; vgl. Bd. C, S. 792f.).

Gerade die Art der Lagebeziehung aber im Vergleiche mit der unterbrochenen Seitenmuskulatur und der medialen Dorsoventralmuskulatur von analoger Bedeutung zeigt, daß die Flügelanlage im ersten Stadium bereits auf einer sehr hohen Entwicklungsstufe steht, eingehende Erwägungen hierüber auf S. 474ff. u. Bd. C, S. 751.

2. Unterbrochene Seitenmuskeln.

α) Allgemeines.

Definition: Als unterbrochene Seitenmuskeln sind solche Muskeln zu bezeichnen, welche als tergalpleurale oder als sternalpleurale Flankenmuskeln von der äußersten Grenze der tergalen bzw. der sternalen Region entspringen und in ventralwärts bzw. tergalwärts gerichtetem Verlaufe sich in einem medianen Bezirk der pleuralen Region in verschiedenartiger Weise begegnen. Im Abdomen entspringen sie daher an den Seitenkanten des Tergits bzw. des Sternits und enden in der weichen Flankenhaut. Im Thorax setzen sie an bewegten Teilen der tergalen bzw. der sternalen Regionen an und entspringen in einem mittleren Bezirk der fest chitinisierten pleuralen Region, d. h. im basalen Teile der thoracalen Seitenwand, deren apikaler Teil pleurotergaler Natur ist.

Diese Muskulatur besitzt mit den dorsoventralen Seitenmuskeln gemeinsame Ansatzstellen im Seitenteile der sternalen, bzw. der tergalen Skeletstücke, im Abdomen speziell an deren Seitenrande, und sie bezeichnet gleichfalls die Grenze der sternalen, bzw. der tergalen Region gegen die pleurale. Als unterbrochene Seitenmuskulatur, deren Muskeln in der mittleren Flankenhaut in verschiedener Höhe ansetzen, befinden sie sich lateral neben der langen dorsoventralen Seitenmuskulatur. In der abdominalen Flankenhaut treten diese Muskeln in sehr

charakteristischer Lage und Form auf und zeigen eine typische Verteilung, welche den Thoracalsegmenten zugrunde gelegt werden darf.

In diesen letzteren jedoch sind Abweichungen von der morphologischen Grundlage dadurch gegeben, daß durch die Anheftung der Beine und Flügel die Muskeln zu speziellen Funktionen herangezogen werden, die in der sternalpleuralen Gruppe zu weiteren, gegenüber den abdominalen Befunden gesteigerten Zerlegungen führen. Das typische Verhalten in den Ansatzstellen der Muskeln wird besonders dadurch gestört, daß die im Abdomen innerhalb der weichen Flankenhaut befindlichen Ansatzstellen sich im Thorax an einer festen Chitinplatte, der thoracalen Seitenwand, befinden, indem die Muskeln im Thorax dort ihr punctum fixum haben, wo in der abdominalen Flankenhaut das punctum mobile liegt. Über die Bedeutung dieser Verschiedenheiten ist bei Betrachtung der Seitenmuskeln die Rede gewesen. Im Metathorax lassen sich noch am ehesten verwandtschaftliche Züge mit den Abdominalsegmenten in dieser Hinsicht nachweisen, da dort der Übergang der festen thoracalen Seitenwand in die abdominale Flankenhaut erfolgt.

Das Gesamtergebnis dieser Betrachtungen läßt sich zur folgenden, allgemeinen Anschauung vereinigen, welche sich gerade auf die Verteilung der unterbrochenen Seitenmuskulatur auf die morphologische Grundlage der abdominalen Muskelverteilung stützt. Dadurch, daß mit dem Auftreten der Beinmechanik, welche an die Muskulatur des episternalen Bezirks, also an die vorderen Muskelgruppen in den Segmenten (vgl. die Trochanterbeteiligung des *ldvm3* und die Sehne des *ldvm4*) anknüpft, eine Kontinuität der tergalpleuralen Regionen in der Form widerstandsfähiger Skeletbezirke erforderlich wird, kommt es zur Ausgestaltung einer einheitlichen Skeletplatte der thoracalen Seitenwand, zunächst mehr vorn in der vorderen episternalen Flankenregion. Dieser Vorgang ist verbunden mit der Ausgestaltung der pleuralen Leiste und erscheint zunächst als Fortsetzung der Chitinverstärkung des Hüftgelenkkopfes tergalwärts. Dadurch ist eine Sonderung eines vorderen, zunächst hauptsächlich mit der Beinmechanik verknüpften Bezirkes von einem hinteren Bezirke gegeben, in welchem sich das Stigma behauptet. Das Stigma ist also zwar durch die Ausbildung der festen thoracalen Seitenwand nach hinten gedrängt, aber auch infolge Fortfalles der hinteren sternalpleuralen Flankenmuskeln scheinbar nach hinten gelagert; es behauptet also eine Lage, welche gemäß der Rückbildung des epimeralen Bezirks zustande kommt, welche anderseits aber noch die typischen Beziehungen zeigt.

Die Muskulatur fehlt völlig im Segmente der zweiten Maxille.

Wir betrachten nunmehr die Gruppen im einzelnen:

β) Sternalpleurale Seitenmuskeln.

Definition: Sternalpleurale unterbrochene Seitenmuskeln sind solche Muskeln, welche von dem äußersten Grenzbezirke der sternalen Region in der Richtung tergalwärts verlaufen und in einem mittleren Bezirke der pleuralen Region ansetzen. Sie setzen daher im Thorax an der Außenkante der Hüfte und den seitlichen sternalen Teilbezirken Trochantin und Coxosternum an.

Diese Muskulatur tritt in drei Gruppen auf, einer vorderen, einer mittleren und einer hinteren, welche in den Abdominalsegmenten sich typisch verhalten.

Während nun im Thorax die vordere Muskulatur als episternale Gruppe an die Beinbewegung anknüpft und in den flügeltragenden Segmenten in eine weitgehende, im Prothorax wieder rückgebildete Zerlegung eintritt, fällt die hintere Gruppe im epimeralen Bezirke völlig fort. Es ist durchaus wahrscheinlich, daß die mittlere Gruppe im Thorax in der Stigmenmuskulatur wiederkehrt. Diese Unterschiede der einzelnen Segmente werden durch den Fortfall des *pm3* im ersten Abdominalsegmente vorbereitet und vermittelt, indem diese Vorgänge an die kinematisch dem Beine analoge Parasternalplatte anknüpfen, welche zur Lageveränderung der sternalpleuralen Muskulatur des ersten und zweiten Abdominalsegmentes geführt hat.

γ) Tergalpleurale Seitenmuskeln.

Definition: Tergalpleurale unterbrochene Seitenmuskeln sind solche Muskeln, welche von dem äußersten Grenzbezirke der tergalen Region in der Richtung ventralwärts ausgehen und im mittleren Bezirk der pleuralen Region ansetzen. Im Unterschiede von den intratergalen Muskeln des Thorax setzen sie daher nur einseitig am Flügelgelenk und zwar unterhalb desselben an, ohne über die Duplikatur hinwegzusetzen.

Diese Muskulatur, welche auch im Abdomen nur in zwei Vertretern auftritt, fehlt dem vorderen Segmentbezirke gänzlich. Die Übereinstimmung ihres Auftretens im Metathorax und im Abdomen bekräftigte die Berechtigung, die abdominale Muskulatur als morphologische Grundlage für die thoracale Muskelverteilung zu verwerten. Mit dem Fehlen einer vorderen tergalpleuralen Muskulatur stimmt es überein, daß die topographisch scheinbar tergalpleuralen Muskeln nunmehr als intra-

tergal aufgefaßt werden müssen und daß für den *pm8* keine sichere Deutung möglich ist.

Während aber der intersegmentale Anteil im Mesothorax schon fehlt, kehrt ein dem abdominalen *pm4* mindestens analoger *pm7* im Thorax als kräftiger Flügelmuskel wieder.

Bei einem Vergleiche des ersten Stadiums mit der Imago kommt man auch hier auf die gleichen Verhältnisse zu sprechen, welche sich bei der Betrachtung der langen Seitenmuskeln hinsichtlich der Flügelanlage und der Flügelgelenkbildung ergaben, nämlich auf die typische Stellung des Muskels unterhalb der beiden letzten Bildungen und auf die Bedeutung der Lagebeziehungen für die Frage nach dem zeitlichen Auftreten des Flügels. Auch mit diesem Muskel ist in der Form eines Flügelgelenkstückes eine nachembryonale Unterbrechung der Kontinuität in der thoracalen Seitenwand innerhalb des pleurotergalen Seitenbezirkes verknüpft.

Das Fehlen dieser Muskulatur jedoch im Mesothorax des ersten Stadiums gab einen Hinweis darauf, daß im ersten Stadium die Flügelentwicklung noch nicht bis zur Ausbildung sämtlicher Flügelmuskeln gediehen ist.

Der tergalpleurale Flügelmuskel wird nachembryonal kräftiger, wie es bei den Flügelmuskeln der dorsoventralen Kategorien der Fall ist.

δ) Andre unterbrochene Seitenmuskeln,

welche nach ihrem ganzen Verhalten der tergalpleuralen Kategorie unterstellt werden können, treten besonders im Prothorax auf. Sie nehmen auf die dortigen speziellen Lagebeziehungen Bezug, welche sich mit der großen seitlichen Entfaltung der Halsschildseitenregion einstellen. Dadurch, daß sie im ersten Stadium in zum Teil erheblich kräftigerer Ausbildung als in der Imago auftreten, verraten sie ihre kinematische Beziehung zum Häutungsmechanismus, speziell auch bei der Embryonalhäutung und Herstellung der Normallage des Tieres.

d) Intratergale Muskeln.

von topographisch tergalpleuralem Verhalten.

Definition: Intratergale Muskeln sind solche Muskeln, welche von topographisch anscheinend dem tergalpleuralen ähnlichen Verhalten im pleurotergalen Seitenbezirk der tergalen Region verlaufen.

Sie nehmen im Thorax einen Raum ein, welcher im Abdomen, wo sie fehlen, durch den im Thorax fehlenden lateralen dorsalen Längsmuskel des pleurotergalen Seitenbezirkes *dlm5* charakterisiert ist. Im Unter-

schiede von den tergalpleuralen Muskeln setzen sie über die Flügelduplikatur hinweg und greifen an beiden Seiten des Flügelgelenkes in bewegten und unbewegten Teilstrecken an.

Zu dieser neuen Kategorie müssen nunmehr einige Muskeln vereinigt werden, welche auf Grund des Befundes an der Imago zu den tergalpleuralen Muskeln gerechnet wurden. Sie können nicht mehr mit den tergalpleuralen Muskeln zusammen aufgeführt werden und sind von nun ab stets besonders zu behandeln; im beschreibenden Teile wurden sie, um den Anschluß an die Darstellung von 1905 zu ermöglichen, an gleicher Stelle unter der gleichen Bezeichnung *pm* aufgeführt; es empfiehlt sich jedoch in späteren Arbeiten, ohne die Ziffer zu ändern, die Bezeichnung *tpm* anzuwenden, so daß z. B. *pm9* = *tpm9* lauten würde.

Der Nachweis für diese neue Auffassung, welche mir sichergestellt erscheint, ist bei der Besprechung der metathoracalen Muskulatur versucht worden. Es seien nunmehr die Anhaltspunkte für diese Auffassung zusammengestellt; sie sind a) negativer und b) positiver Natur.

a. Die Muskeln können schon deshalb nicht als echte tergalpleurale Seitenmuskeln aufgefaßt werden, weil ihre ventralen Ursprungsstellen an der thoracalen Seitenwand ventralwärts zum Teil nicht über die oberen Ansatzstellen der langen dorsoventralen Seitenmuskeln hinabreichen, oder, wenn sie dies, wie z. B. der *pm9*, dennoch tun, immer noch in einem Bezirke entspringen, der als tergal aufgefaßt werden darf.

Zudem tritt ein Teil von ihnen im episternalen Bezirke auf, in welchem in den Abdominalsegmenten, der bewährten Vergleichsgrundlage für die Thoracalsegmente, keine echte tergalpleurale Muskulatur vorkommt. Die intratergalen Muskeln des epimeralen Bezirks aber treten durch ihr Gesamtverhalten in auffälligen Gegensatz zur epimeralen echten tergalpleuralen Muskulatur im Thorax, deren Ursprungsstellen tief in die thoracale Seitenwand hinabreichen. Denn während die echten tergalpleuralen Muskeln tergal unterhalb der Flügelanlage bzw. an den Pleuralgelenkteilen des fertigen Flügels ansetzen, verlaufen die intratergalen Muskeln über den Grund der Flügelfalte hinweg, indem sie larval die Basis der oberen und unteren Lamelle der Anlagenfalte des Flügels miteinander befestigen, imaginal von festen Stützpunkten der thoracalen Seitenwand aus im Tergalgelenkbezirke des Flügels endigen.

Außerdem fehlt für diese Muskeln eine spezielle Vergleichsgrundlage

mit den abdominalen hinteren tergalpleuralen Muskeln, eine Grundlage, die doch sonst sich auch hinsichtlich der sternalpleuralen Muskulatur durchführen ließ.

b. Mit der Unterscheidung des Verlaufs der intratergalen Muskeln gegenüber den echten tergalpleuralen Muskeln ist aber schon ein Hinweis in positiver Richtung gegeben. Die Muskeln treten inmitten eines Bezirkes auf, in welchem die Flügelanlage sich befindet, nämlich innerhalb des tergalen Seitenbezirks an einer Stelle, in welcher eine laterale dorsale Längsmuskulatur *dlm5* zu erwarten gewesen wäre, dieselbe ist aber nicht mehr zur Ausbildung gelangt. Solange der unterhalb des Flügels befindliche Teil der thoracalen Seitenwand als pleurale Region aufgefaßt wurde, durften die Muskeln als tergalpleurale gelten. Das ist aber infolge der neuen Auffassung der oberen thoracalen Seitenwand als einer morphologisch tergalen Region nicht mehr zutreffend und darf höchstens nur noch in topographischem Sinne gelten.

Man hat es also mit einer neuen Kategorie zu tun, welche sich im Abdomen nicht vorfindet, welche aber nach Rückbildung des tergalen Seitenbezirks samt seiner *dlm5*-Muskulatur und bei dessen Aufgehen in andere morphologische Gestaltungen im Zusammenhange mit dem Pleuralgelenkkopf und der Umbiegungsstelle der Flügelanlage in die thoracale Seitenwand auftritt. Ob diese Muskeln als Abkömmlinge der dorsalen Längsmuskulatur des tergalen Seitenbezirks aufzufassen sind, ist wiederum eine theoretische Frage, deren Erörterung wir nicht nachgehen.

Im Prothorax, wo sich am oberen Ende der Pleuralleiste kinematische Beziehungen zum Tergit einstellen, kehrt die Muskulatur in vereinfachter Form wieder.

Von allen Befunden am ersten Stadium war einer der überraschendsten wohl der, daß neben der dorsoventralen selbst diese intratergale Muskulatur wider Erwarten im ersten Stadium nicht nur vollzählig in charakteristischen Formen und Lagebeziehungen, sondern sogar in erheblich kräftigerer Ausbildung auftritt, obwohl das Tergit eine einheitliche, undifferenzierte Skeletplatte ist, und obwohl alle Teilmechanismen der Flügelmechanik fehlen, durch welche das Auftreten der einzelnen Muskeln allein begründet werden muß. Hieraus war einerseits zu entnehmen, daß diese Muskeln ein Anzeichen dafür sind, in wie hohem Grade die Entwicklung der Flügel hinsichtlich ihrer inneren Organisation bereits nach dem Schlüpfen des Tieres aus dem Ei fortgeschritten ist, anderseits

daß sie eine besondere Funktion zu erfüllen haben. In letzterer Hinsicht interessiert ein Vergleich mit dem allerdings durchaus nicht homologen Seitenlappen des Halsschildes, dessen beide Lamellen durch eine ziemlich gleichmäßig angeordnete Reihe von zerstreuten Muskelfasern in dessen ganzer Länge miteinander befestigt sind. Eine ähnliche Stellung nehmen hier im ersten Stadium die intratergalen Muskeln ein mit dem Unterschiede, daß sie in einer bestimmten, dem fertigen Flügel typischen, nicht gleichmäßigen Anordnung und in bedeutend kräftigerer Ausbildung am Grunde einer viel größeren Duplikatur, als es der Halsschildseitenlappen auch schon im ersten Stadium ist, vorhanden sind. In beiden Fällen besteht die Funktion dieser Muskeln darin, die Stabilität der tergalen Seitenduplikatur der Flügelanlage bzw. der tergal-pleuralen Falte des Halsschildseitenlappens besonders bei der Herstellung der Normallage der Teile des Tieres nach dem Vorgange der Embryonalhäutung wie bei dieser selbst, ferner bei den nachfolgenden Häutungen zu sichern. In den flügeltragenden Segmenten erhalten sie erst imaginal durch Funktionswechsel ihre eigentlichen Aufgaben zugewiesen, zwecks deren Erfüllung sie so frühzeitig und in so charakteristischer Weise ausgebildet wurden.

e) Die Stigmenmuskulatur.

Am Mechanismus des Stigmas sind zwei morphologisch ungleichwertige Arten von Muskeln beteiligt, welche im Abdomen am Stigma gleichzeitig auftreten. Es sind die sternalpleuralen Stigmenseitenmuskeln, die bereits bei der Übersicht über die sternalpleuralen Muskeln erwähnt worden sind, ferner die echten Stigmenmuskeln von intratergalem Verhalten. Von diesen Muskeln kehren im Thorax nur solche wieder, welche sich auf die Kategorie der sternalpleuralen Seitenmuskeln zurückführen lassen.

Echte Stigmenmuskeln fehlen im Thorax, wodurch der Unterschied zwischen thoracalen und abdominalen Stigmen, welcher auch in der Ausgestaltung des Peritrema charakteristisch auftritt, besonders bekräftigt ist. In kinematischer Hinsicht interessiert besonders die Tatsache, daß ein als Stigmenöffner wirksamer Seitenmuskel, wie er in den Abdominalsegmenten auftritt, im Thorax nicht vorkommt. Es läßt sich hierdurch die Gegenüberstellung der abdominalen Stigmen als Einlaßöffnungen für die durch Vermittlung der Flankenmuskulatur, auch des sternalpleuralen Stigmenöffners, eingeatmete Luft gegenüber den Thoracalstigmen als Auslaßöffnungen, welche im allgemeinen offen stehen und nur in besonderen Fällen geschlossen werden, welche aber

des rhythmisch antagonistischen Bewegungsspieles entbehren, sehr gut veranschaulichen.

f) Die sternale Muskulatur.

(Vgl. 1905, S. 471.)

Indem hinsichtlich der Auffassung dieser Muskeln auf die in der Imago gegebene Übersicht verwiesen sei, mögen nunmehr die neuen Ergebnisse der vorliegenden Untersuchung am ersten Stadium in Vergleich gezogen werden. Einzelheiten hierüber finden sich in den zusammenfassenden Abschnitten der einzelnen Segmente.

Im entwicklungsgeschichtlichen Sinne können die abdominalen Quermuskeln *rm* (Bd. C, S. 693f.) mit den sternalen Muskeln zu einer gleichen Muskelart gerechnet werden, indem letztere lediglich in der Medianlinie unterbrochen und ontogenetisch sekundär ansetzen (vgl. HEYMONS 1895, S. 69, Abs. 5—9).

Als besonders auffällige Erscheinung zeigt sich bei einem Vergleiche beider Stadien die Tatsache, daß die sternale Beinmuskulatur der flügeltragenden Segmente im ersten Stadium der Zahl und Stärke nach geringer entwickelt ist als in der Imago. Wenn man daran anknüpfend einmal überlegt, daß im ersten Stadium die übrige Beinmuskulatur noch nicht durch die Flügelmechanik in Anspruch genommen ist; wenn man anderseits auf die auffällige geringe Beteiligung der sternalen Muskulatur an der Beinbewegung im Prothorax zurückkommt, so entsteht die Anschauung, daß in dem Falle einer ausschließlich vorherrschenden Beinmechanik die Beteiligung der sternalen Beinmuskulatur an letzterer zurücktritt, gegenüber der Bedeutung langer, d. h. dorsoventraler Muskeln für dieselbe. Denn es zeigt der Prothorax, daß bei dem Mangel der Flügelmechanik die Verstärkung der Beinmechanik an die dorsoventral verlaufenden Muskeln anknüpft. Es zeigen die flügeltragenden Segmente im ersten Stadium, daß eine vorwiegende Beteiligung dorsoventraler Muskeln, deren Zerteilung durch die Beinmechanik allein schon ausreichend erklärt werden konnte, an der Beinbewegung der primäre Zustand ist. So erscheint die sternale Muskulatur als Hilfsmuskulatur zunächst von sekundärer Bedeutung für die Beinbewegung. So erscheinen die sternalen Muskeln im Prothorax gering entwickelt aus der Beziehung heraus, daß die von der Flügelmechanik freien lateralen und medialen Dorsoventralmuskeln ganz in ihrer primären Aufgabe aufgehen zuungunsten der Beteiligung einer sternalen Muskulatur. So zeigen die flügeltragenden Segmente im ersten Stadium, daß in den von der Flügelmechanik

noch befreiten Bezirken die dorsoventralen Muskeln ihre primäre Bedeutung für die Beinmechanik unter dem Zurücktreten der sternalen Muskulatur beanspruchen; sie zeigen aber auch, daß die sternale Muskulatur in der Mehrzahl der Teile bereits vorhanden ist und mit der Bestimmung, die dorsoventralen Muskeln zu vertreten, nachembryonal noch weiter ausgestaltet wird. Sie entlastet also die dorsoventralen Muskeln, besonders die medialen, von der Beinkinematik: sie übernimmt nachembryonal eine Teilkraft dieses Mechanismus und nimmt dementsprechend nach Zahl und an Kraftwirkung zu (S. 472, 474, 519, 526; Bd. C, S. 726f., 802f.).

Daß einige Beinmuskeln eine spezielle Rolle im Übergangszustande des ersten Stadiums besitzen und entsprechend stärker ausgebildet sind, tut der genannten Beziehung keinen Abbruch. Ein in dieser Hinsicht auffälliger Muskel wurde im Prothorax des Übergangszustandes des Stadium 1 gefunden; seine Natur konnte nicht aufgeklärt werden.

g) Die Transversalmuskulatur.

Als Vertreter dieser erst auf Grund der Befunde am ersten Stadium neu aufgestellten Kategorie treten im Kopfsegmente der zweiten Maxille zwei kräftige Muskeln auf, *Cm* (177) und *Tm* (178), welche sich in ihrem transversalen Verlaufe aus der einen Körperhälfte in die andre ähnlich verhalten wie der abdominale ventrale Quermuskel oder Transversalmuskel *rm* und der ventrale Längsmuskel der prothoracalen Hüfte im Sternellum der zweiten Maxille *Ovlm2* (158). Man kann ersteren, *rm*, zu dieser Kategorie rechnen und demnach eine allgemeine Unterscheidung der Transversalmuskeln in dorsale und ventrale vornehmen (vgl. Bd. C, S. 694).

Diese Kategorie ist demnach bei Insekten in zwar charakteristischer Weise, aber in geringer Verbreitung ausgebildet. Tritt doch zudem die Transversalmuskulatur des zweiten Maxillensegmentes *Cm* und *Tm* als Übergangsmuskulatur allein im Übergangszustande des ersten Stadiums auf, um nach Fortfall der Embryonalkinematik vollständig zu verschwinden.

h) Andere Muskeln.

Unter diesem Sammelbegriffe werden einige Muskeln aufgeführt, welche sich keiner Kategorie streng einfügen lassen, welche spontan auftreten und daher ein vorwiegend kinematisches Interesse bieten.

Hierher sind zwei Darmmuskeln zu rechnen, welche im Prothorax und im Mesothorax berücksichtigt wurden.

Unterschiede der beiden Stadien habe ich hinsichtlich dieser Muskeln nicht feststellen können.

3. Zusammenfassende Übersicht über das Skelet und die Muskulatur im Thorax und im Abdomen nach den einzelnen Segmenten.

(Vgl. 1905, Abschn. G f, S. 592.)

Eine Übersicht über die Unterschiede zwischen den einzelnen Segmenten ist bereits bei der Darstellung der Imago gegeben worden, welche durch die bei der Betrachtung der einzelnen Segmente gegebene Übersicht hinsichtlich neuer Anschauungen über die Imago und auf Grund der Befunde am ersten Stadium ergänzt wird.

I. Das Abdomen.

Für die Beurteilung der Abdominalsegmente sind hauptsächlich zwei kinematische Gesichtspunkte maßgebend: Die intersegmentale Verbindung der Abdominalsegmente untereinander und das Prinzip der Atmung, die respiratorische Kinematik.

Die intersegmentale Verbindung der einzelnen Abdominalsegmente untereinander ist mit Verschiebungsmöglichkeiten in der Richtung der Längsachse des Tieres verknüpft, wodurch — in andrer Weise als durch die Dehnung der Flankenhaut — nämlich durch Ausgleichen der Intersegmentalfalte das Volumen des Abdomen vergrößert wird. Dieser intersegmentalen Verbindung dienen hauptsächlich die Längsmuskeln, während im übrigen keine intersegmentale Muskulatur ausgebildet ist, da die Bewegungsfähigkeit innerhalb der Abdominalsegmente selbst, was freien, auch rotatorischen Spielraum anbelangt, eine überaus geringe ist oder überhaupt nicht gegeben ist. Die segmentale mediale Dorsoventralmuskulatur, welche in Verbindung mit der im ersten Stadium bedeutend stärkeren dorsoventralen Seitenmuskulatur der Embryonalkinematik dient, geht zugleich mit der Rückbildung der langen Seitenmuskeln im ersten Stadium schnell zugrunde. Sie schafft dadurch Raum für die Ausbreitung der dorsalen Längsmuskulatur, die mit Ausnahme des ersten Abdominalsegmentes, wo der intersegmentale Dorsoventralmuskel des Metathorax *III ism* zwischen die laterale und mediale Gruppe tritt, ihre ursprüngliche, morphologisch-primäre Fünfteiligkeit verliert und einem einheitlich kräftigen tergalen Längsmuskelbelag Platz macht. Die unter sich also unter beschränkten intersegmentalen Bewegungsverhältnissen

verbundenen Abdominalsegmente treten jedoch als eine kinematische Einheit dem Thorax gegenüber in einer solchen Weise, daß die Hinterleibsbasis gegen den Thorax unter der Ausbildung ausgiebiger und rotatorischer Bewegungserscheinungen mehr beweglich wird. In Beziehung auf diese Erfordernisse sind folgende Bildungen zu verstehen:

Das Auftreten eines intersegmentalen Rotators;

das Auftreten doppelt- und mehrfach-intersegmentaler ventraler Längsmuskeln;

die Ausbildung einer, pleurale und sternale Anteile umfassenden Parasternalplatte als seitliches Zentrum einer nach allen Seiten gerichteten Bewegungsfreiheit.

Diese Erhöhung der intersegmentalen Kinematik hat sich aber mit der metathoracalen Flügelbewegung abzufinden, welche die Einbeziehung des ersten Abdominaltergits erst nachembryonal erstrebt.

Indem das im ersten Stadium noch freie erste Abdominaltergit sich nachembryonal mit dem Metanotum enger und in spezieller Weise verbindet (vgl. 1904, S. 308, 1905, S. 394, Abs. 3 u. S. 512), wird die rotatorische Funktion des intersegmentalen Dorsoventralmuskels *III ism* eingeschränkt. Dadurch, daß nunmehr die Beweglichkeit der abdominalen Basis ausschließlich zwischen das erste und zweite Abdominalsegment verlegt wird, erhält sich der vordere dorsoventrale Seitenmuskel des zweiten Abdominalsegmentes *II a ldvm1*, indem er eine dem *III ism* ähnliche rotatorische Funktion vorwiegend übernimmt. Die Intersegmentalhaut zwischen dem ersten und zweiten Abdominaltergit wird lockerer und erhält ein besonderes, schmales Skeletgebilde als eine tergale Zwischenspange; die abdominalen Längsmuskeln werden straffer und zum Teil etwas kräftiger; die primären Züge, welche das erste Abdominalsegment noch im ersten Stadium hinsichtlich des intersegmentalen tergalpleuralen *ipm5* zeigte, werden unkenntlich.

Das segmentale Prinzip der Atmung hingegen hat die Ausbildung der sternalen und tergalen Region in der speziellen Form gut begrenzter, einheitlicher Skeletplatten zur Folge, deren Lagebeziehungen durch die langen Seitenmuskeln gehalten werden; während die unterbrochenen Seitenmuskeln die speziellen Bewegungserscheinungen in der Flankenhaut als Atemmuskeln hauptsächlich vollziehen und nachembryonal durch Gebrauch verstärkt werden. Die also auf Grund kinematischer Prinzipien so scharfe Durchführung des Gegensatzes zwischen sternaler und tergaler Fläche gibt allen Muskeln Raum zur typischen Ausbildung, welche als Grundschema für die Verhältnisse im Thorax, nicht zum wenigsten auch für die Beurteilung der thoracalen Seitenwand gemäß

dem Verhalten der dorsoventralen langen und der unterbrochenen Seitenmuskeln, angenommen werden darf und welche den Begriff der pleuralen Region in reinster und charakteristischster Ausbildung vorführt.

II. Die Thoracalsegmente.

Die Morphologie dieser Segmente beruht völlig auf der in den abdominalen Segmenten für alle Kategorien am reinsten und einfachsten, bei dem Mangel topographisch gesonderter Teilmechanismen gleichmäßig durchgeführten Grundlage, welche für alle Segmente als typisch angenommen werden darf. Insbesondere knüpft die Beurteilung thoracaler Verhältnisse an die Sonderung eines vorderen Segmentbezirkes von einem hinteren an. Dieser Gegensatz, welcher in Verbindung mit einem Unterschiede der kinematischen Aufgaben in den flügeltragenden Segmenten weiter ausgestaltet wird, kommt in den Begriffen eines episternalen und epimeralen Bezirkes zum Ausdrucke; in der Richtung des Vorderendes des Tieres wird er immer mehr gesteigert derart, daß der vordere, episternale Bezirk an Bedeutung immer mehr verliert und schließlich im zweiten Maxillensegmente gänzlich fehlt.

Die beiden kinematischen Grundlagen für diese Gestaltungsverhältnisse müssen wiederum als eine segmentale und als eine intersegmentale unterschieden werden. Dieser Unterschied führt sternal zur Ausgestaltung einer besonderen epimeral-sternalen Region, welche an die Ausbildung einer unpaaren Apophyse anknüpft, gegenüber der im Segment hauptsächlich nach vorn gelegten Beinkinematik, welche primär an die Muskulatur des episternalen Bezirks gebunden ist. Tergal führt dieser Unterschied zu einer Trennung der intersegmentalen Kinematik von der segmentalen der Flügelbewegung, zur Abgliederung von Präsegmentallamellen im vorderen Tergalbezirke und zur Beanspruchung des hinteren tergalen Abschnittes durch die seitlich dorsalen Längsmuskeln. Diese Verhältnisse sind im Prothorax, wo die Flügelkinematik fehlt, nicht ausgebildet; vielmehr sieht man dort die seitlich dorsale Längsmuskulatur weit nach vorn übergreifen unter dem Vorherrschen einer Kinematik sehr freier intersegmentaler Beweglichkeit, eines Prinzips, auf Grund dessen im zweiten Maxillensegmente in der dorsalen Längsmuskulatur zwar zunächst noch im Übergangszustande des ersten Stadiums die Anlage der primären Grundlage besteht, während sie nachembryonal zum Teil zugrunde geht. Dieses Princip zeigt sich aber auch darin, daß bei

dem Mangel der respiratorischen Mechanik der Gegensatz zwischen festem Tergit und Sternit als einheitliche Platten fortfällt. So zeigt sich die tergale Halshaut in einer einem primären Verhalten ähnlichen weichhäutigen Beschaffenheit, während die sternale Region des zweiten Maxillensegmentes eine Spezialisierung im Anschlusse an die rotatorische Kinematik durch Ausbildung der Kehlhautplatten des epimeralen Sternits vorführt.

a) Der Metathorax und der Mesothorax, die beiden flügeltragenden Segmente.

1. Allgemeine Übersicht.

Diese beiden, neben dem Besitz der Beine auch noch durch den Besitz der Flügel, also durch einen zweifachen segmentalen, speziellen Mechanismus ausgezeichneten Segmente zeigen eine Einschränkung der intersegmentalen Beweglichkeit zuungunsten der Ausgestaltung der intersegmentalen ventralen Längsmuskulatur und der mit ihr zusammenhängenden Skeletgebilde. Es zeigt dies die Anbahnung eines Prinzips, welches bei höheren Insekten mit hervorragender Flugfähigkeit zur Ausgestaltung der sogenannten »Flügelbrust«, einer Vereinigung der Segmente vom Prothorax bis zum zweiten Abdominalsegment führt, welches aber hier nicht einmal zur Aufhebung der Selbständigkeit der einzelnen Segmente geführt hat und deren morphologische Grundlage noch in typischer Weise hervortreten läßt. Hinsichtlich der Einzelheiten sei auf die betreffenden Abschnitte der segmentweisen Zusammenfassung und der Betrachtung der Muskelkategorien verwiesen.

Eine besondere Bedeutung besitzt für die Gestaltungsverhältnisse der flügeltragenden Segmente die segmentale Kinematik. Die Unterscheidung einer episternalen und epimeralen Region, welche primär an die vordere und hintere Teilmechanik der Beinbewegung anknüpfen, kommt in der Zweiteilung der Flügel auch im kinematischen Sinne zum Ausdruck. Bei der Betrachtung der Seitenmuskulatur wurde gezeigt, wie es bereits im Zusammenhange mit der Beinmechanik zur Ausgestaltung einer festen thoracalen Seitenwand gekommen ist, welche durch die Einbeziehung der tergalen Ursprungsstellen der langen Seitenmuskeln als Beinmuskeln zur Einbeziehung auch tergaler Anteile in die thoracale Seitenwand geführt hat.

Diese Ausgestaltung einer ununterbrochenen thoracalen Seitenplatte ist im ersten Stadium durch die Kontinuität tergaler und pleuraler Skeletbezirke in typischer Weise verwirklicht; sie erfährt jedoch nach-

embryonal durch die Ausbildung »pleuraler«, besser pleurotergaler, d. h. pleural unter dem Ansatz der Flügel gelegener, und tergaler Flügelgelenkteile eine Unterbrechung.

Die Unterbrechung der Skeletplatte findet also in einem Bezirke statt, welcher sich primär zwischen den Ansatzstellen der seitlichen und medialen Dorsoventralmuskulatur befindet; sie bedeutet eine intratergale Flügelgelenkzone. Somit führt uns diese Betrachtung auf die Frage nach der

2. morphologischen Deutung der Flügel,

welche bereits auf Grund der Befunde an der Imago[1] zu einem gewissen Abschlusse gebracht werden konnte, nun aber als endgültig gelöst betrachtet werden kann (S. 525 ff.; Bd. C, S. 748 ff., 757, 789, 795).

Der Nachweis, daß die Flügel tergale Bildungen seien, hatte sich im Anschlusse an die in der Imago gefundene Muskelverteilung auf die Erkenntnis gegründet, daß die seitlichen langen Flügelmuskeln nicht als pleurale (sternalpleurale) Muskeln, sondern als Abkömmlinge der medialen Dorsoventralmuskeln zu gelten haben und mit dem Auftreten der Flügel innerhalb der tergalen Ursprungsstellen der Dorsoventralmuskulatur seitwärts verlagert seien, da sie ja unterhalb der Flügelwurzel ihren Ansatz hatten.

Der Nachweis der dorsoventralen Natur konnte für die episternalen seitlichen Flügelmuskeln (*ldvm1*, *1a* u. *3* = *pm1—3*) in gewisser Weise zwar als gelungen betrachtet werden; für den epimeralen seitlichen Flügelmuskel (*ldvm2* = *pm6*) aber blieb er in Ermangelung direkter Beziehungen hypothetisch, wenn auch höchstwahrscheinlich. Da aber nunmehr eine Kategorie dorsoventraler Seitenmuskeln mit einem von der medialen Dorsoventralmuskulatur charakteristisch getrennten Ansatzverhalten von vornherein existiert (Bd. C, S. 754), ist es weder notwendig, die dorsoventrale Natur der seitlichen, langen Flügelmuskeln durch Ableitung aus der Kategorie der medialen Dorsoventralmuskeln zu begründen, noch eine Verlagerung derselben anzunehmen; vielmehr gehören auch noch solche Muskeln zur Kategorie der dorsoventralen Seitenmuskeln, welche unterhalb des Flügelgelenkbezirkes an der festen thoracalen Seitenwand als Beinmuskeln entspringen. Es ist also nicht nötig, den dorsoventralen Charakter der langen seitlichen Flügelmuskeln

[1] Vgl. ferner meinen Aufsatz »Über den Stand der Frage nach der Morphologie des Insektenflügels« in: Verhandlungen der Gesellschaft deutscher Naturforscher und Ärzte, 78. Versammlung, Stuttgart, 1906, 2. Teil. S. 296.

aus den Beziehungen der Flügelanlage erst herzuleiten, sondern umgekehrt: Auch ohne daß ein Flügel vorausgesetzt werden muß, steht der dorsoventrale Charakter der seitlichen, langen Flügelmuskeln durch Anwendung der Vergleichsgrundlage fest, welche nur im ersten Stadium durch das Auftreten der embryonalen medialen Dorsoventralmuskulatur der Abdominalsegmente erkannt werden konnte.

Der Flügel befindet sich demnach in einem tergalen Bezirke, welcher sich zwischen den Ursprungsstellen der dorsoventralen Seitenmuskeln und der medialen Dorsoventralmuskulatur befindet, in dem tergalen Seitenbezirke, welcher im Abdomen durch die laterale dorsale Längsmuskulatur eingenommen wird.

Dadurch, daß im ersten Stadium bereits fast sämtliche Flügelmuskeln in typischer Ausbildung und Lagebeziehung auftreten, ist die Flügelanlage schon im ersten Stadium bis auf eine sehr hohe Stufe entwickelt, und es zeigt sich, daß die tergale Seitenduplikatur zwischen den genannten Muskelkategorien in einem gleichen Bezirke und mit den späteren, den Flügeln typischen Lagebeziehungen zu diesen Muskeln sich befindet. Nur auf Grund der Muskulatur ist daher der exakte Nachweis möglich, daß diese tergale Seitenfalte nicht eine tergalpleurale Grenze, sondern daß sie als Flügelanlage eine intratergale Falte in jenem tergalen Seitenbezirke ist, in welchem sich in den Abdominalsegmenten die laterale dorsale Längsmuskulatur *dlm5* vorfindet; vgl. hierzu den Verlauf der Linie *L1* in den Schemata I—VI, Taf. XXVI f. u. Bd. C, Taf. XXVIII.

Es genügt allein schon der Hinweis auf diese Zwischenstellung der tergalen Falte im ersten Stadium, um den Flügel als eine tergale Faltenbildung innerhalb der seitlichen und medialen Dorsoventralmuskulatur nachzuweisen, und zu erkennen, daß diese Falte die gleiche Stellung einnimmt, wie im Imaginalstadium der Flügel.

Die seitliche Grenze der tergalen Region gegen die pleurale Region *L2*, vgl. die Schemata II, IV, VI, Bd. C, Taf. XXVIII usw. u. Fig. 43, liegt viel weiter seitlich. Die pleurale Region beginnt erst lateral von dem Ansatze der seitlichen, langen Beinmuskeln und ist also entfernt von der Flügelanlage in der thoracalen Seitenwand zu suchen.

Im Anschlusse an die im ersten Stadium vorgefundenen Verhältnisse seien nun die Anhaltspunkte zusammengestellt, welche die tergale Natur der seitlichen Faltenbildung im ersten Stadium der flügeltragenden Segmente und ihre Auffassung als echte Flügelanlagen beweisen.

Rein äußerlich betrachtet tritt die Falte im hochgelegenen Bezirke der Tergalplatte auf. Diese Stelle befindet sich etwa auf gleicher Höhe, in welcher in den Hinterleibssegmenten die tergalen Seitenteile auftreten.

Die Stellung der seitlichen und medialen Dorsoventralmuskulatur kennzeichnet diesen Bezirk näher als den lateralen Teil der Tergalplatte, in welcher die Flügelfalte als intratergale Falte entstanden ist.

Die charakteristischen Lagebeziehungen der einzelnen Flügelmuskeln aller Kategorien, selbst der intratergalen Seitenmuskeln, entsprechen durchaus der Anordnung der Muskeln in ihrem Verhalten zum fertigen Flügel mit seinen Gelenkteilen; sie charakterisieren dadurch die Flügelanlage im ersten Stadium noch ganz im besonderen (Bd. C, S. 751).

Der von der Flügelanlage eingenommene intratergale Seitenbezirk der Tergalplatte entspricht dem Raume der in den Thoracalsegmenten nicht mehr auftretenden lateralen dorsalen Längsmuskulatur *dlm5*, was noch mehr beweist, daß der Bezirk derselben in einer andern Weise verwertet wurde, bzw. in eine andre Bildung übergegangen ist.

Ein Teil der bisher für tergalpleurale Muskeln gehaltenen unterbrochenen Seitenmuskeln von topographisch tergalpleuralem Verhalten unterscheidet sich als intratergale Muskulatur sehr deutlich von den typisch tergalpleuralen Muskeln, deren Auftreten im episternalen Bezirke zudem garnicht erwartet werden darf. Dadurch, daß diese intratergalen Muskeln in den drei Thoracalsegmenten als Neubildungen auftreten und als solche den Raum des lateralen dorsalen Längsmuskels der Abdominalsegmente einnehmen; dadurch, daß sie im Unterschiede von den echten tergalpleuralen Muskeln — welche mit ihrem tergalen Ende den Beginn der tergalen Region anzeigen — erst weiter oberhalb im tergalen Bezirke entspringen und die Duplikatur der Flügelanlage und des Flügels an der Basis übersetzen: gerade dadurch zeigt sich eine spezielle Ausgestaltung der Muskulatur des lateralen Seitenbezirks im Zusammenhange mit der Flügelanlage, durch welche allein ihr Auftreten verständlich ist.

Das Auftreten der Präsegmentallamellen schon im ersten Stadium, welche nur im Zusammenhange mit der Entwicklung von Flügeln verstanden werden können, und die typische Stellung derselben deuten auf die vorgeschrittene Stufe hin, in welcher die Flügelanlage sich befindet. Sie sind in Verbindung mit der typischen, auch

der intersegmentalen, dorsalen Längsmuskulatur und der intersegmentalen Dorsoventralmuskulatur den tergalen Seitenteilen vorgelagert, innerhalb welcher sich die Flügelanlage ebenso wie (imaginal) der Flügel befinden (vgl. S. 473).

Die Ausgestaltung des oberen Endes der Pleuralleiste ist zwar noch nicht in der imaginalen Weise vollendet; allein ihr Vorhandensein in Verbindung mit der intratergalen Muskulatur ist schon ein deutlicher Hinweis auf die Flügelanlage.

Ganz besonders betont wird schließlich die intratergale Stellung des Flügels noch dadurch, daß nicht nur die Pleuralgelenkteile des Flügels im Zusammenhange mit den dorsoventralen Seitenmuskeln als morphologisch tergale Gelenkteile erscheinen, als welche sie bereits 1905, S. 467 und 477, aufgefaßt werden mußten, sondern daß sie selbst, also das ganze Flügelgelenk, **intratergal** sind dadurch, daß Anteile der tergalen Region seitlich tief in die thoracale Seitenwand hinabreichen. Hierauf kommen wir sogleich zurück.

Der Flügel ist demnach keine tergale seitliche Fortsatzbildung, sondern eine intratergale Faltenbildung, das Flügelgelenk ist ein Intratergalgelenk. Der Flügel tritt durch seine charakteristische Lage in bestimmten Gegensatz zu allen andern tergalen Fortsätzen oder Faltenbildungen (vgl. Dürken 1907, S. 538). Denn es ist durchaus nicht gleichgültig, in welchen speziellen Lagebeziehungen zu den medialen Dorsoventralmuskeln und den dorsoventralen Seitenmuskeln solche Faltenbildungen entstehen.

Ist also die Anlage des Flügels als intratergale Duplikatur hinsichtlich der inneren Ausgestaltung bereits im ersten Stadium auf eine sehr hohe Stufe gebracht, so ist die endgültige Vollendung des Flügels mit folgenden Veränderungen verknüpft (S. 526; Bd. C, S. 634, 793, 810):

Vergrößerung der Flügelfalte durch Auswachsen der Duplikatur.

Geringe Muskelverschiebungen im Bezirke der Tergalplatte in der thoracalen Seitenwand.

Größenzunahme der dorsoventralen Flügelmuskeln und des echten tergalpleuralen Seitenmuskels, hingegen Größenabnahme der intratergalen Flügelmuskeln.

Unterbrechung der Chitinbezirke, besonders der einheitlichen Tergalplatte durch die Ausbildung intratergaler Flügelgelenkteile, eines Intratergalgelenks, als Folgeerscheinung der bereits im

ersten Stadium in typischen Lagebeziehungen angeordneten Flügelmuskeln, ferner die Ausgestaltung des Pleuralgelenkkopfes.

Verstärkung der sternalen Beinmuskulatur nach Zahl und Massenentwicklung mit der Beziehung, die Dorsoventralmuskulatur von den Aufgaben der Beinkinematik zu entlasten; was auch in der Verschiebung des epimeralen langen Seitenmuskels *III ldvm2* in der sternalen Region ausgedrückt ist, da er sich nachembryonal den Aufgaben der Beinbewegung entzieht.

Gesamtverschiebung des Tergits nach vorn (vgl. die Lagebeziehungen des intratergalen Muskels *pm11*), wodurch die Lagebeziehung zur thoracalen Seitenwand geändert wird; sie ist ein Erfordernis der endgültigen Ausgestaltung der Flügelmechanik; vgl. S. 471.

Aus der Beantwortung der eingehend erörterten Frage aber nach dem Verhältnis der Beinmechanik zur Flügelmechanik ergab sich die Anschauung, daß zwar einerseits die charakteristischen Lagebeziehungen der einzelnen dorsoventral verlaufenden Muskeln beider Kategorien zueinander schon im ersten Stadium ein Anzeichen für die Anlage der Flügel sind, daß anderseits aber das Vorhandensein der einzelnen Muskeln an sich in diesem Stadium allein durch die Beinmechanik begründet werden muß (Bd. C, S. 751, 798, 800, 805).

Die Flügelanlage knüpft also primär an Differenzierungen der Dorsoventralmuskeln an, welche bereits als Folgeerscheinungen der Beinmechanik ausgestaltet und bereits vorhanden sind. Der Flügel kann also als eine Folge der Beinmechanik in den thoracalen Segmenten aufgefaßt werden, indem bereits auf Grund der letzteren gegebene Elemente in einer dem Flügel eignen Weise weiter ausgestaltet werden; wobei der Flügel anderseits zugleich aber auch noch besondere Muskelelemente des pleurotergalen Seitenbezirkes ausschließlich in Anspruch nimmt; dieser Zustand ist im ersten Stadium bereits vollendet.

In phylogenetischem Sinne kann also der Flügel als eine tergale Faltenbildung und unmittelbare Folgeerscheinung der Beinmechanik entstanden gedacht werden.

Das im wesentlichen fast vollendete Auftreten des Flügels im Stadium 1 zeigt ferner, daß die eigentliche Entwicklung des Flügels bei Epimorphen und Hemimetabolen nicht nachembryonal erfolgt, sondern daß sie bereits in frühe Embryonalzustände zurückreicht. Sie verhält sich also darin der Flügelanlage der holometabolen Insekten gleich, bei welchen die Flügelanlage ebenfalls bereits in frühesten Larvenstadien, und zwar als Imaginalscheibe vor-

gefunden wird. Im Unterschiede zu letzterer ist sie nicht eingestülpt, sondern sie ragt seitlich hervor. Sie tritt also im nachembryonalen Leben als eine besondere, spezielle Anpassung an das Larvenleben mit seiner frei beweglichen Lebensweise und seinen zahlreichen Häutungen auf, als eine Art äußerer Hemmungszustand, in welchem die fortgeschrittene innere Organisation des Flügels nicht gleichen Schritt hält mit der rückständigen Ausbildung der Skeletbezirke.

Der Flügel befindet sich gewissermaßen in einem »latenten Zustande«, welcher während der Mehrzahl der Stadien erhalten bleibt, bis er schließlich — ohne daß innerlich eine fortschreitende Differenzierung stattzufinden braucht — in einigen wenigen letzten Stadien schnell auch zu äußerlicher Entfaltung kommt (vgl. 1911, Vortrag Basel, S. 288f., 472f. u. Bd. C, S. 783).

Das Tier schlüpft also hinsichtlich eines für die pterygoten Insekten allgemein typischen Charakters als hochentwickelter, innerlich annähernd fertiger, wenn auch gehemmter Zustand aus dem Ei. Infolgedessen tritt der Flügel als ein sehr primäres Organisationsmerkmal zu allen jenen Besonderheiten spezieller Organisationsverhältnisse innerhalb der Klasse der Pterygota in Gegensatz, welche wie z. B. die Gonapophysen als sekundäre Neuerwerbungen erst nachembryonal von Grund aus entstehen und die einzelnen Insektenordnungen in verschiedenartiger Weise charakterisieren.

Diese Tatsachen können mit der Auffassung des stammesgeschichtlich sehr alten Erwerbes der Flügel in völlige Übereinstimmung gebracht werden.

3. Bemerkungen über die systematische Auffassung der Klasse der Pterygota (vgl. Bd. C, S. 810).

Wenn demnach die Orthoptera als Vertreter der epimorphen Insekten den Flügel nicht erst nachembryonal entwickeln, sondern bereits mit dem Abschluß der Embryonalperiode aus dem Ei mitbringen, so ist auch diese Tatsache ein weiterer Beweisgrund für das moderne System der tracheaten Arthropoden, welches auch auf Grund anderer Merkmale die Apterygota von den Pterygota als zwei verschiedene Unterklassen trennt (vgl. R. Heymons 1909[1], S. 152 über Epimorpha und die Einteilung in Klaus-Grobbens Lehrbuch der Zoologie, 1910, 8. Auflage). Denn die Befunde erhöhen unter Ausschluß der Apterygota die Einheitlichkeit in der Charakterisierung der Pterygota. Dies

[1] Die verschiedenen Formen der Insektenmetamorphose in: »Ergebnisse und Fortschritte der Zoologie«. Bd. I.

konnte nicht in dem Maße der Fall sein, solange man annehmen mußte, daß der Flügel bei den Insecta epimorpha erst nachembryonal »entstehe«, in Analogie zu den Gonapophysen als eine Neuerwerbung. Diese Verallgemeinerung kann mit Sicherheit erst dann als erwiesen gelten, wenn der an *Gryllus domesticus* für die *Orthoptera genuina* mit Recht verallgemeinerte Befund auch durch besonderen Nachweis auf die übrigen Epimorphen, insbesondere die *Rhynchota*, und auf die *Hemimetabola* übertragen werden darf.

4. Die morphologische Auffassung der thoracalen Seitenwand.

Die Auffassung der thoracalen Seitenwand hat durch die allgemeinen Zusammenhänge, mit welchen vorliegende Untersuchungsn verbunden sind, eine Richtigstellung erfahren, zumal eine eigentliche, exakte Untersuchung bisher darüber wohl noch nicht angestellt worden war.

Die thoracale Seitenwand wurde als Skeletplatte des seitlichen Körpers, als »pleurale« Skeletplatte mit dem typischen Zerfalle in zwei Teilplatten, das Episternum und das Epimeron als pleuralen Skeletstücken, aufgefaßt, ja sogar (Verhoeff) als Differenzierung der sternalen Region gedeutet.

Dieser Auffassung lag die Anschauung zugrunde, daß in morphologischem Sinne einheitliche Regionen auch als einheitliche Skeletstücke erscheinen müßten, und daß solchen Skeletteilen gerade als Ausdruck morphologischer Regionen eine hohe morphologische Bedeutung zukomme.

Es hat sich aber an vielen Beispielen bereits gezeigt, daß die Chitinisierung sich nicht darum kümmert, ob sie morphologische Regionen vereint oder trennt, daß also einheitliche Chitinteile keineswegs eine einheitliche Region oder Teile derselben vorstellen, sondern daß die Chitinisierung als Ausdruck kinematischer, durch die Muskulatur vermittelter Beziehungen als Folgeerscheinungen der letzteren höchst wandelbar ist, daß sie ohne jenen Charakter der Beständigkeit auftritt, welcher morphologisch bedeutsamen Bildungen im allgemeinen zukommt (Bd. C, S. 771, 777 f., 791 ff.).

So ist es auch im Bereiche der thoracalen Seitenwand, in welcher man Anteile verschiedener Regionen vereinigt sieht. Daß trotzdem anderseits die als Episternum und Epimeron bekannten Teilbezirke unter gleichen kinematischen Bedingungen bei Insekten konstant auftreten, widerspricht dem nicht, da selbst bei dem Ausfalle gewisser

Mechanismen, falls nicht neue an ihre Stelle treten, die typischen Chitinteile sich erhalten können; was sekundär flügellose Insekten wohl zeigen dürften. Wenn daher zum ersten Male jetzt eine exakte Auffassung der thoracalen Seitenwand versucht werden soll, so knüpfen wir an die schon 1905 aufgestellten, morphologisch begründeten Kategorien der Seitenmuskulatur an, welche durch die Befunde am ersten Stadium eine berichtigende Vervollständigung erhalten haben. Die Erkenntnis von der Verteilung abdominaler und thoracaler Seitenmuskeln ist die unentbehrliche Vorbedingung für diesen Versuch gewesen.

Es ist bereits bei der Übersicht S. 611 über die Seitenmuskulatur an einem Vergleiche der abdominalen Flankenhaut mit der thoracalen Seitenwand gezeigt worden, daß die pleurale Region im Abdomen als weiche, faltige Haut auftritt, innerhalb welcher die einander zugekehrten Enden der unterbrochenen Seitenmuskeln ihr punctum mobile haben, während anderseits im Thorax das Umgekehrte der Fall ist: Die einander zugekehrten Ursprungsstellen der Muskeln liegen in der starren Seitenwand, die Bewegungsstellen im sternalen bzw. tergalen Bezirke. Während nun im Imaginalstadium der tergalpleurale Muskel und die langen, dorsoventralen Seitenmuskeln an Flügelgelenkteilen ansetzen, der lange, seitliche Hüftmuskel *ldvm4* jedoch noch weiter unterhalb des intratergalen Gelenkbezirkes an der festen thoracalen Seitenwand entspringt, ist im ersten Stadium die Kontinuität der thoracalen Seitenwand überhaupt nicht unterbrochen, indem selbst ebengenante Seitenmuskeln des Flügels auch tergal in der einheitlichen Platte der sogenannten Pleura im Episternum und im Epimeron enden. Die gesamte dorsoventrale Seitenmuskulatur verhält sich also im ersten Stadium genau so, wie der lange episternale Hüftmuskel in der Imago, und es besteht also zwischen beiden Stadien kein grundsätzlicher Unterschied. Demnach ist die Beinkinematik die Veranlassung zur Vereinheitlichung der an die tergalpleuralen und dorsoventralen Seitenmuskeln angeschlossenen tergalen Bezirke mit der starren pleuralen Seitenwand, und die Unterbrechung dieser Kontinuität durch das Intratergalgelenk des Flügels erfolgt tergalwärts entfernt vom tergalen Seitenrande, innerhalb des tergalen Seitenbezirks — des pleurotergalen Bezirks im Anschlusse an die intratergale Muskulatur oder durch diese.

Daraus ergibt sich, daß nicht nur die Pleuralgelenke des Flügels sondern auch beträchtliche Anteile des oberen Endes der »Pleura« morphologisch der tergalen Region angehören, daß also die Begriffe »Pleura, Episternum und Epimeron« nur noch als rein

topographisch-deskriptive Bezeichnungen gelten können und nicht mehr in morphologischem Sinne für die entsprechenden Bezirke geführt werden dürfen. »Die Pleura« ist eben kein Vertreter der pleuralen Region, sondern vereint in sich tergale und pleurale Anteile, deren Grenze auch im Thorax tief in der Seitenwand etwa auf der Höhe des Seitenrandes der Abdominaltergite liegt, während im Pronotum und Cephalonotum die Seitenteile des Tergits noch weiter herabgezogen sind. Mit dieser Begrenzung stimmt alsdann die Lagebeziehung der thoracalen Stigmen auffallend überein. Den Verlauf der tergalen-pleuralen Grenze veranschaulichen die Schemata I—VI und Fig. 43 mit der Linie *L2*. Diese Grenze ist nur im Abdomen durch den Seitenrand der Tergalplatten *t* und im Prothorax durch die Duplikatur des tergalen Seitenrandes *hs* topographisch ausgeprägt, indem sie weichhäutige Strecken gegen starke Platten begrenzt; sie verläuft im Abdomen und in der Halshaut unterhalb des lateralen dorsalen Längsmuskels *dlm5*, in den flügeltragenden Segmenten unterhalb des Ursprunges der *ldvm*; sie verläuft in der Halshaut innerhalb weichhäutiger Bezirke, in den flügeltragenden Segmenten innerhalb der chitinisierten Platte der thoracalen Seitenwand. Ich möchte die Bezeichnung Pleura trotzdem als topographische Bezeichnung nicht aufgeben, ihr aber die neue Bezeichnung »thoracale Seitenwand« an die Seite stellen. Die thoracale Seitenwand enthält nunmehr im oberen Teile einen Teilbezirk des tergalen Seitenbezirks, den ich — die Pleuralgelenkplatten des Flügels mit eingeschlossen — als »pleurotergal« gegenüber stellen möchte dem nur wenig größeren unteren Teile, dem »eupleuralen« Bezirke. Demgegenüber kann die gesamte, oberhalb des Flügels befindliche, tergale Teilregion als »eutergal« bezeichnet werden, als welche sie neben dem Ansatzgebiete der medialen Dorsoventralmuskulatur, dem Verlaufsgebiete der dorsalen Längsmuskeln des medialen Bezirks *dlm1—4*, dem medialen Tergit, auch noch einen medialen Teil des dem lateralen dorsalen Längsmuskel angehörigen lateralen tergalen Seitenteiles umfaßt (vgl. bes. Taf. XXIX).

Dafür, daß etwa auch sternale Anteile in der thoracalen Seitenwand enthalten sind, sind Anhaltspunkte nicht vorhanden.

Es sei in diesem Zusammenhange nicht weiter ausgeführt, wie mit dem Fortfall der respiratorischen Funktion in der Flankenhaut des Abdomen auch bei andern Insektengruppen eine einheitliche Chitinverstärkung seitlicher Bezirke eintreten kann[1], welche pleurale

[1] Anmerkung 9.

Seitenteile mit der sternalen und tergalen Fläche vereinigt, wie z. B. bei larvalen Odonaten (Darmatmung) und Ephemeriden (Atmung durch Tracheenkiemen), so daß eine Bestimmung der pleuralen Region nach äußeren Merkmalen mit Schwierigkeiten verbunden oder nicht möglich ist und nur durch die Ansatzverhältnisse von Muskeln, besonders durch die langen, dorsoventralen Seitenmuskeln beurteilt werden kann.

Über die Lage der Stigmen ist bereits an andrer Stelle das Nötige gesagt worden, vgl. Bd, C, S. 788.

b) Der Prothorax.

(Morphologie des Halsschildseitenlappens und des sogenannten Prothoracalflügels.)

Über dieses Segment ist bereits an andrer Stelle Zusammenfassendes gesagt worden, S. 520ff.

Es interessiert in diesem Zusammenhange der Hinweis, daß Spuren intratergaler Muskulatur in typischer Stellung auftreten, indem sie unter sehr vereinfachten kinematischen Bedingungen den Pleuralgelenkkopf mit dem Tergit verbinden, in einem Bezirke, welcher dem Raume des fehlenden Flügels und der fehlenden lateralen dorsalen Längsmuskulatur *dlm5* entspricht.

Als die Grundlage der Ausgestaltung des Prothorax erkennt man die in den flügeltragenden Segmenten herrschenden Verhältnisse, denen gegenüber der Prothorax als ein in einseitiger Richtung rückgebildetes, von der typischen morphologischen Grundlage durch vielfältige spezielle Muskelzerteilung, aber auch durch mannigfaltige Rückbildungen entferntes Segment erscheint.

Von besonderem Interesse sind einige neue Muskeln, welche der sternalpleuralen Kategorie angehören können, und als Muskeln der Embryonalkinematik und der späteren Häutungskinematik aufgefaßt werden müssen.

Die Weiterbildung der in den flügeltragenden Segmenten vorliegenden Bedingungen geht in der Richtung einer Trennung der sternalen intersegmentalen Kinematik von der im episternalen Bezirke rückgebildeten segmentalen Kinematik, der Mechanik der Vorderbeine, vor sich. Die besonders starke Entwicklung der dorsoventralen Seitenmuskeln und die Bedeutung des epimeralen Bezirks für die hintere Beinbewegung infolge Verstärkung der Trochantermuskulatur im hinteren Bezirke des Segments durch einen neuen Seitenmuskel führen zu der starken Beanspruchung der

tergalen Seitenteile, dem Gebiete des theoretischen dorsalen Längsmuskels *dlm5*, so daß die thoracale Seitenwand nicht mehr unmittelbar an der Beinmechanik beteiligt ist, da die dorsoventralen Seitenmuskeln hoch im Tergit hinaufrücken, aber noch ihre Seitenstellung zur Pleuralleiste bewahren. Mittelbar aber ist die thoracale Seitenwand an der Beinkinematik insofern beteiligt, als sich die Pleuralleiste in starker Verlängerung ihres oberen Endes als Stütze der Beinmuskulatur hergibt. Ob man diese Pleuralleiste als einen Ausdruck der verwandtschaftlichen Stellung des Prothorax zu den Flügelsegmenten und als die eigenartige Ausgestaltung einer infolgedessen gemeinsamen Organisationsgrundlage ansehen will, oder ob man — phylogenetisch gesprochen — ihr Auftreten als einen Hinweis auf einen Prothoracalflügel ansehen will, bleibe dahingestellt.

Ich möchte auch jetzt diese Frage völlig nur in der 1905, S. 489f. gegebenen Weise beantworten. Die dort gegebene Ausführung ändert sich nur in dem Punkte, daß der erst versuchte Nachweis des dorsoventralen Charakters des epimeralen langen Seitenmuskels *ldvm2* (*pm6*) und *ldvm2a* (*pm6a*) nicht mehr nötig ist, da die Muskeln ohne weiteres als dorsoventrale Muskeln gelten. Infolgedessen läßt sich auch die Frage nach der Homologie des Halsschildseitenlappens in gleicher Weise beantworten; denn da die dorsoventralen Seitenmuskeln von vornherein gegeben sind, ist der Halsschildseitenlappen als ein einfacher Seitenfortsatz der tergalen Platte anzusehen, dessen Verlängerung abwärts über die Beinwurzel, etwa zum Schutze derselben, in dem vordersten der Thoracalsegmente sehr geeignet erscheint. Die nur kurze Duplikatur des Halsschildseitenlappens kann ohne Zwang als Übergang der stark chitinisierten Tergalplatte in die weiche Pleuralhaut gelten. Die basalen Muskelfibrillen der Duplikatur können mit den intratergalen Muskeln nicht homologisiert werden.

Eine Homologie des Halsschildseitenlappens mit dem Flügel ist (also auf der gleichen Grundlage, welche 1905, S. 489ff. galt), gänzlich ausgeschlossen. Der Flügel als intratergale Falte ist vom seitlich entfernten tergalen Seitenrande durch die dazwischen gestellte dorsoventrale und tergalpleurale Seitenmuskulatur (*ldvm* und *pm*) scharf geschieden, indem er sich innerhalb der beiden dorsoventralen Muskelkategorien befindet; der Halsschildseitenlappen hingegen liegt als tergale Randverlängerung auch außerhalb der dorsoventralen Seitenmuskulatur.

III. Das Segment der zweiten Maxille, die Halshaut.

Die Begründung der Auffassung dieses Segments ist S. 575 gegeben und damit der 1905, S. 456 und 457 verlangte, entwicklungsgeschichtliche Beweis erbracht.

Die Auffassung dieses Segmentes ist nur verständlich unter dem Gesichtspunkte der intersegmentalen, besonders der rotatorisch intersegmentalen Kinematik, aus welcher die Entwicklung der epimeralsternalen Region als einer rotatorisch-intersegmentalen hervorgeht und die Bedeutung einer gut und typisch entwickelten Nackenregion. So tritt in mächtiger Entfaltung eine wenn auch vereinfachte, aber doch vollständige, dorsale Längsmuskulatur im ersten Stadium auf — mit dem lateralen dorsalen Längsmuskel *dlm5b* des tergalen Seitenbezirks, der in den Thoracalsegmenten fehlt. Ganz besondere Bedeutung bekommt dieser Bezirk im ersten Stadium durch die Entfaltung des Mechanismus der Nackenblase. Nach dem Fortfalle der Embryonalkinematik geht auch die Hauptmasse der dorsalen Längsmuskeln zugrunde; die laterale aber ebenso wie die mediale Gruppe bleiben je in schon embryonal differenzierten, eigenartigen, lang-intersegmentalen, bzw. doppelt-intersegmentalen Anteilen erhalten; dadurch kommt der ganze Bezirk auf Grund der Bedürfnisse nach freiem und lockerem intersegmentalem Spielraume einem Gestaltungsergebnis nahe, welches wir bei den ventralen Längsmuskeln in den Abdominalsegmenten bereits vorgefunden hatten.

Die Entwicklung der Chitinplatten in der Kehlhaut[1] läßt sich nur aus der Zerlegung der rotatorischen Muskulatur verstehen; die Platten sind Neubildungen im Anschluß an eine gut ausgeprägte Gruppenbildung innerhalb der Muskulatur, welche durch die Beteiligung selbst segmentaler Dorsoventralmuskeln an der rotatorischen Funktion besonderes Interesse bekommt. Der ganze Apparat ist als Widerlager für die Drehbewegungen des Kopfes verständlich.

Die segmentale Kinematik aber ist völlig zurückgetreten und blieb, nach dem Untergange des episternalen Bezirks und nach Anschluß des segmentalen Anteiles des Segmentes an das Hinterhaupt, hinsichtlich der Muskulatur im Muskel der zweiten Maxille erhalten.

Daß mit dem Auftreten der Embryonalkinematik eine Verschiedenheit der Nackenregion im ersten Stadium von der in der Imago vorhanden ist, die aber innerhalb des ersten Stadiums schon rückgebildet wird, ist erwähnt worden.

Unter diesen Zusammenhängen ist es verständlich, daß

[1] Anmerkung 10.

eine Seitenmuskulatur im zweiten Maxillensegment völlig fehlt, und daß sich dieses Segment in dieser Hinsicht von der allen Segmenten typischen Organisationsgrundlage weit entfernt.

Anhang.

V. Der Flügel und die Tracheenkieme.

(Ein morphologischer Vergleich.)

Diese Frage beabsichtige ich in größerem Zusammenhange bei einem Vergleich der von Dürken 1907 erhaltenen Ergebnisse über die Anatomie des Skelettes und der Muskulatur bei Ephemeriden zu behandeln. Eine exakte Vergleichsgrundlage ist durch Dürkens eingehende Darstellung nunmehr geschaffen; aber sie reicht zur völligen Lösung der Frage, welche die Berücksichtigung embryonaler Zustände erfordert, nicht aus, wie wir sehen werden.

Nach den Folgerungen Dürkens (1907, S. 535) muß die Entstehung der Tracheenkieme als Ausstülpung im Bereiche der abdominalen Dorsoventralmuskulatur gedacht werden, welche zu einer Spaltung dieser Dorsoventralmuskulatur führt; aus dem dorsoventralen Charakter der Kiemenmuskeln folgt die tergale Natur der Tracheenkiemen (1907, S. 534). Durch diese Ableitung ist zunächst einmal die tergale Natur der Tracheenkieme sichergestellt. Auf Einwände theoretischer Natur, wie z. B. den Versuch, die Muskulatur der Tracheenkiemen zum Teil als sternalpleurale Muskeln aufzufassen, gehe ich an dieser Stelle nicht ein, da ich sie selbst nicht für stichhaltig halte.

Für den exakten Vergleich des Flügels mit der Tracheenkieme entsteht aber eine neue Schwierigkeit. Auf Grund der Befunde an der Imago war nämlich 1905 der Nachweis der dorsoventralen Natur der unterhalb des Flügelgelenkes an den Pleuralgelenkplatten ansetzenden seitlichen langen Flügelmuskeln dadurch erbracht worden, daß auf Grund der verwandtschaftlichen Stellung der beiden Segmentarten im Thorax und Abdomen und auf Grund direkter Beziehungen diese seitlichen Dorsoventralmuskeln als Abkömmlinge der medialen Dorsoventralmuskulatur gedacht wurden, deren Abtrennung von der medialen Hauptmasse und deren laterale Verschiebung unter dem Einflusse der sich entwickelnden Flügelanlage geschieht, eine »Verlagerung dorsoventraler Muskeln zu scheinbar pleuralem Verhalten (1905, S. 470)« in ähnlicher Weise, wie sie auch Dürken für die seitlichen Muskeln der Tracheenkieme annimmt.

Diese genannte abdominale Dorsoventralmuskulatur hat Dürken

ohne weiteres mit der gesamten thoracalen Dorsoventralmuskulatur homologisiert, in derselben Weise, wie ich die abdominalen Dorsoventralmuskeln in der Imago von *Gryllus domesticus* anstandslos mit der thoracalen homologisiert hatte. Die Homologie hat sich für *Gryllus*, wie gezeigt wurde, nicht bestätigt, indem in allen Segmenten zwei verschiedene Kategorien von Dorsoventralmuskeln unterschieden werden müssen, welche primär getrennt auftreten und tergal durch die laterale dorsale Längsmuskulatur gesondert sind. Im Thorax bleiben beide Kategorien, die dorsoventralen Seitenmuskeln und die medialen Dorsoventralmuskeln, erhalten, wobei letztere am Innenrande der Flügel und Beine, erstere (*ldvm*) am Außenbezirke der Flügel und Beine ansetzen. Im Abdomen aber geht die mediale Dorsoventralmuskulatur restlos zugrunde; denn sie ist eben eine Muskulatur der Embryonalkinematik, tätig bei dem Schlüpfen des Tieres aus dem Ei und bei der Embryonalhäutung, also bei Vorgängen, mit denen das nachembryonale Leben wohl aller hemimetabolen und epimorphen Insekten beginnt, bei Vorgängen, welche schon vielfach nachgewiesen wurden. Von einer derartigen Unterscheidung dorsoventraler Muskeln ist bei DÜRKEN nicht die Rede; konnte sie doch auch nur durch Vergleich eines Embryonalzustandes mit einem älteren ersten Larvenstadium oder mit einem Imaginalstadium offenbar werden, wie dies jetzt an *Gryllus* geschehen ist. Es ist aber bei einem Vergleiche des Flügels mit der Tracheenkieme ganz unerläßlich, die Natur der Kiemenmuskeln genau festzustellen.

Da beide Kategorien, die seitlichen und medialen Dorsoventralmuskeln, im Thorax der Ephemeriden gut ausgebildet sind, können sie auch im Abdomen dieser Tiere als primär vorausgesetzt werden. Bei den allgemein gleichen Voraussetzungen, die man für die Organisationsgrundlage und für die embryonalen Entwicklungsvorgänge, auch wohl für die nachembryonale Kinematik in einem Übergangszustande des ersten Stadiums für alle nicht-holometabolen Insekten annehmen darf, bei der großen Übereinstimmung, welche die Muskulatur im Thorax der Ephemeriden mit der von *Gryllus* trotz der Abweichungen im einzelnen zeigt, möchte ich ohne weiteres voraussetzen, daß auch im Abdomen der Ephemeriden die Muskulatur der Embryonalkinematik zwar angelegt wurde, aber danach verschwunden ist. Ich neige daher zu der Annahme, daß die von DÜRKEN beschriebenen abdominalen Dorsoventralmuskeln *dvm1—3* und die Kiemenmuskeln *km1—3* der gleichen Kategorie der dorsoventralen Seitenmuskeln — *ldvm* bei *Gryllus* — angehören, die im Abdomen der Grille sich gleichfalls allein noch nach-

embryonal erhalten hat. Es widerspricht dem nicht, daß in Anbetracht der bedeutenden intersegmentalen Bewegungsvorgänge im Abdomen der Ephemeriden ein »umgekehrt intersegmentaler Dorsoventralmuskel« *idvm* in dieser seitlichen Kategorie entstanden ist, welcher bei der Grille im Abdomen nirgends vorkommt, höchstens im vorderen dorsoventralen Seitenmuskel des zweiten Abdominalsegmentes *IIa ldvm1* ein kinematisches Analogon findet. Die Gründe, diese Muskulatur — Dürkens Dorsoventralmuskeln *dvm* — für dorsoventrale Seitenmuskeln — *ldvm* bei der Grille — zu halten, sind, zusammengestellt, die folgenden:

Die Annahme einer gleichartigen morphologischen Grundlage in der Muskulatur bei Hemimetabolen und Epimorphen.

Die Annahme des gleichen Rückbildungsvorganges der medialen Dorsoventralmuskulatur *edvm*, wie er bei der Grille beschrieben ist.

Die laterale Stellung der Dorsoventralmuskeln und der Kiemenmuskeln bei Ephemeriden und infolgedessen (vgl. Dürken 1907, S. 477, Fig. 17) die Unzulässigkeit der Vorstellung, daß die abdominalen Dorsoventralmuskeln *dvm* der Ephemeriden, als mediale echte *dvm* einerseits, den Kiemenmuskeln *km*, als dorsoventralen Seitenmuskeln *ldvm* anderseits, gegenüber zu stellen seien, zumal Dürken die Vorstellung erhalten hat, daß sie nicht etwa sekundär genähert seien, sondern sekundär getrennt werden.

Die Vorstellung an sich, daß in den Tracheenkiemen in gleicher Weise wie im Thorax an den Flügeln eine mediale bzw. eine laterale Dorsoventralmuskulatur im tergalen Bezirke zur Bewegung dieser Organe sich treffen, hat nichts Unwahrscheinliches an sich, zumal im Abdomen sich bei dem Mangel der Beine beide Kategorien dort sternal genähert haben könnten, wie es im Abdomen der Grille ja der Fall ist. Indessen würde man bei dieser Annahme, die allerdings durch die dorsale Anheftung der Tracheenkiemen sehr gestützt wird, den Fortfall lateraler dorsaler Längsmuskeln bei Ephemeriden im Abdomen annehmen müssen (*dlm5* bei *Gryllus*).

Dieser Fortfall der lateralen dorsalen Längsmuskulatur jedoch ist unwahrscheinlich, einmal durch die bedeutende intersegmentale Kinematik in den Abdominalsegmenten der Ephemeriden, ferner aus dem Grunde, daß in einem vom dorsalen Längsmuskel *dlm5* frei gewordenen, durch die Flügelanlage, bzw. die Tracheenkieme eingenommenen tergalen Seitenbezirke, in letzterem Falle auch eine dem Flügel homologe, intratergale Muskulatur auftreten müßte oder könnte; denn es wären ja in diesem Falle Tracheenkieme und Flügel homologe Gebilde.

Für diese Homologie bietet aber schon wieder die ganz andre Art

der Anheftung der Tracheenkiemen nahe der hinteren Intersegmentalhaut Schwierigkeiten. Ich möchte also einen Ausfall der lateralen dorsalen Längsmuskulatur im Abdomen der Ephemeriden nicht annehmen, sondern glauben, daß ein Teil der reichlichen lateralen Längsmuskeln im Abdomen der Ephemeriden einer lateralen *dlm5*-Längsmuskulatur — homolog dem *dlm5* der Grille — gleichzusetzen ist. Nach der von Dürken gegebenen Darstellung (vgl. S. 477, Fig. 17) ist es nicht unannehmbar, daß der *dlm3* Dürkens dem *dlm5* bei *Gryllus* homolog ist (vgl. Anm. 11, S. 678).

Die Tracheenkiemen sind alsdann also auf Faltenbildungen innerhalb der dorsoventralen Seitenmuskulatur zurückzuführen, d. h. sie befinden sich innerhalb, zum Teil aber noch lateral-seitlich der lateralen Dorsoventralmuskeln und gehören so dem äußeren Bezirke des tergalen Seitenfortsatzes lateralseitig der dorsoventralen Seitenmuskeln, dem pleurotergalen Seitenteile an, während der Flügel dem inneren, intratergalen Bezirke des lateral-tergalen Seitenteiles angehört, an der Grenze jener Bezirke, die als pleurotergal und eutergal bezeichnet worden sind (vgl. S. 631).

Flügel und Tracheenkiemen wären demnach nicht homologe, sondern sehr gut unterschiedene Bildungen.

Zur endgültigen Bestätigung dieser Auffassung ist allerdings der Nachweis erforderlich, daß eine mediale Dorsoventralmuskulatur im Abdomen der Ephemeriden (vgl. *Gryllus edvm*) embryonal angelegt wurde und tatsächlich existiert hat. Daß sie bei Ephemeriden imaginal nicht mehr besteht, kann außer den für *Gryllus* geltend gemachten Gründen (Fortfall der Embryonalkinematik und Reife der Keimdrüsen usw.) noch durch einen weiteren Grund gedeutet werden, nämlich durch die Notwendigkeit der besonderen Entfaltung dorsaler Längsmuskeln für die intersegmentalen Bewegungserscheinungen, welche die ganze Innenfläche des Tergits beanspruchen.

Zum endgültigen Nachweise der Natur der abdominalen Dorsoventralmuskeln bei Ephemeriden dürfte auch die Lagebeziehung zu den großen Tracheenstämmen zu berücksichtigen sein (vgl. Anm. 12).

Daß eine unterbrochene Seitenmuskulatur im Abdomen der Ephemeriden nicht vorkommt, dürfte mit der Ausbildung larval-starrer Seitenteile (vgl. Dürken, Textfig. 5) zusammenhängen, wenngleich dann auch anderseits ein Fortfall der dorsoventralen Seitenmuskulatur wahrscheinlich gemacht werden könnte, und alsdann die Muskulatur der Tracheenkiemen der medialen Dorsoventralkategorie angehören müßte; anderseits wiederum könnten die äußeren Kiemenmuskeln *km*

als unterbrochene, sternalpleurale Seitenmuskeln aufgefaßt werden. Diesen Dingen gehe ich aber jetzt nicht nach, da eine Grundlage fehlt.

VI. Die Metamorphose von Gryllus domesticus.

Die Vorgänge bei dem Schlüpfen aus dem Ei und bei der Embryonalhäutung[1].

(Vgl. Fig. 43 u. a. Taf. XXVIII; ferner die dort in der Erläuterung bezeichneten Abbildungen bei HEYMONS und VOSSELER (vgl. S. 671).

Die Untersuchungen hierüber sind noch nicht abgeschlossen, da zur völligen Klarstellung der Embryonalkinematik eine eingehendere Untersuchung am Embryonalstadium und neue Beobachtungen am lebenden Objekte nötig sind. Ich beschränke mich daher auf eine Zusammenfassung der einzelnen Teilmechanismen, wie sie aus den allerdings sehr eingehenden Untersuchungen am Übergangszustande des ersten Stadiums hervorgehen.

Den Vorgang des Schlüpfens aus dem Ei und die Embryonalhäutung hat VOSSELER (1905 S. 302—311) von der Wanderheuschrecke beschrieben. Es sei auf diese Darstellung der äußeren biologischen Vorgänge verwiesen, da man annehmen darf, daß sie sich bei beiden Tieren im wesentlichen in gleicher Weise vollziehen, und da meine bisherigen Beobachtungen über diesen Vorgang keinen Anlaß zu Bedenken in dieser Richtung geben; jedoch besteht ein Unterschied schon insofern, als die Embryonalhaut, wie gesagt (vgl. Bd. C, S. 622ff.) bei der Grille meist im Ei zurückbleibt und dementsprechend die beiden Phasen des Überganges zum Normalzustande äußerlich kaum zu trennen sind.

Es sei nunmehr speziell jene anatomische Grundlage im Zusammenhange dargestellt, auf welcher sich die genannten Vorgänge abspielen, indem an die bereits gegebene Einzeldarstellung bei den einzelnen Muskeln angeknüpft wird. Die Vorgänge, welche mit dem Schlüpfen des fertig entwickelten Embryo aus dem Ei beginnen, können in einzelne Teilvorgänge unterschieden werden. Wir unterscheiden:

a. Die Embryonallage des Embryo im Ei, welche der Embryo in dem Augenblicke aufgibt, in welchem er sich zur Sprengung der Eischale anschickt.

b. Der Embryo tritt alsdann in das nachembryonale Larvenleben ein, allerdings noch nicht als fertiges Tier, sondern in einem Zustande, welchen ich als den Übergangszustand des ersten

[1] Hierzu vergleiche man die kurze Übersicht in meinem Vortrag, Basel 1911, S. 290ff.

Stadiums bezeichne. Genau genommen fängt das erste Stadium erst nach Ablage der Embryonalhaut an. Der Übergangszustand umfaßt also nach dem Schlüpfen aus dem Ei sowohl denjenigen Endabschnitt der Embryonallage, in welchem die aktive Tätigkeit des Tieres zu seiner Befreiung aus der Embryonalhaut beginnt, als auch den Anfang des freien ersten Stadiums, jenen Zeitabschnitt, in welchem das junge Tier noch nicht erhärtet und ausgefärbt ist. Wie weit hiermit innerlich die Rückbildung der Muskulatur zusammenfällt, bleibt unberücksichtigt, da die Schnelligkeit der Rückbildung individuellen Schwankungen unterliegt (vgl. Bd. C, S. 627).

Die kinematischen Vorgänge nun, welche mit der Sprengung der Eischale beginnen und in den genannten Übergangszustand fallen, sind es, die uns im Anschlusse an die anatomischen Befunde interessieren. Sie sind bereits einleitend auf S. 622 ff. erwähnt worden.

Die Gesamtheit der in Betracht zu ziehenden Vorgänge kann als die embryonale Kinematik des Schlüpfens aus dem Ei und aus der ersten Larvenhaut bezeichnet werden. Sie ist als ein besonders intensiver Spezialfall der intersegmentalen Häutungskinematik anzusehen, wobei sie sich von der letzteren nicht nur durch die besonders gewaltigen Kraftäußerungen, sondern auch speziell durch die Inanspruchnahme segmentaler dorsoventraler Muskulatur neben der intersegmentalen Häutungsmuskulatur unterscheidet.

Es soll nunmehr versucht werden, die bei den einzelnen Teilmechanismen etwa beteiligten Muskeln zusammenzustellen. Hierfür kommen alle diejenigen Muskeln in Betracht, welche sich durch nachembryonale Größenabnahme verraten, falls für sie im übrigen keine speziellen Beziehungen andrer Art verantwortlich gemacht werden können, und solche Muskeln, welche schon innerhalb des ersten Stadiums nach Erledigung ihrer Aufgabe zugrundegehen und sich dadurch speziell als Übergangsmuskulatur, als Muskeln der embryonalen Kinematik verraten. Ob noch andre Muskeln, deren Funktion hauptsächlich für den Normalzustand selbst bestimmt ist, sich an der Embryonalkinematik beteiligen, entzieht sich der Beobachtung. Doch kann man z. B. vermuten, daß sich noch zahlreiche Muskeln beteiligen, welche zwar nicht schwächer werden, aber durch ihre frühzeitige kräftige Ausbildung und durch ihre Stellung die Annahme einer Beteiligung am Embryonalmechanismus und an den späteren Häutungen nahelegen.

Die genannten Arten von Muskeln sind die wesentlichen Grundelemente, welche den

embryonalen Mechanismus zum Schlüpfen aus dem Ei und aus der ersten Larvenhaut

zusammensetzen.

Entsprechend der Unterscheidung nun von Muskeln einerseits, welche nach der Erledigung ihrer Aufgabe fortfallen, von solchen anderseits, welche nach der Befreiung des Tieres aus der Eischale und aus dem Embryonalhäutchen schwächer werden oder welche — ohne daß man eine andre Funktion für sie namhaft machen könnte — bemerkenswert kräftig sind und späterhin nicht schwächer werden, kann man zwei Teilmechanismen unterscheiden:

a. den Befreiungsmechanismus und

b. den Sicherungsmechanismus.

Eine strenge Unterscheidung der genannten beiden Muskelgruppen auch hinsichtlich einer je ausschließlichen Beteiligung an beiden Teilmechanismen ist indessen nicht durchführbar, da einige Muskeln beider Gruppen für beide Vorgänge zugleich in Betracht gezogen werden müssen.

a. Der Befreiungsmechanismus.

Er besteht aus zwei Vorgängen 1) aus der Sprengung und Erweiterung der Eischale sowie der Befreiung aus derselben, ferner 2) aus der Befreiung aus der Embryonalhaut, d. i. aus der ersten Larvenhaut.

1) Der erste Vorgang besteht in der Sprengung der Eischale. Dieselbe wird mit Hülfe spezieller Embryonalorgane vollzogen, als welche nicht allein die stark entwickelte Nackenhaut (*Ot* = *R*, Fig. 43, Taf. XXVIII) und der von den Autoren vielgenannte Eizahn bzw. die Stirnsäge (vgl. Anm. 13) als Teile des Embryonalhäutchens, sondern zudem dieses selbst mit seiner zähen, von den späteren cuticularen Bildungen abweichenden Beschaffenheit zu gelten haben; ferner kommen hierbei folgende Muskeln in Betracht (vgl. Anm. 17, S. 680):

Muskeln, welche im ersten Stadium zugrunde gehen: Die abdominalen medialen Dorsoventralmuskeln *edvm* (5, 6 usw.).

Muskeln, welche in der Imago schwächer ausgebildet sind, als im ersten Stadium:

Die abdominalen dorsoventralen Seitenmuskeln *ldvm* (7, 24 usw.).

Ob die thoracalen Dorsoventralmuskeln mitwirken, bleibt fraglich.

Die Antagonisten derselben.

Muskeln, welche im ersten Stadium zugrunde gehen:

Die Transversalmuskeln *Cm* (177) und *Tm* (178) des Hinterhauptes und des Tentorium in der Halsregion.

Der mediale dorsale Längsmuskel *O dlm1a* (162) und der laterale dorsale Längsmuskel *O dlm5b* (166) der Nackenregion.

Der mediale ventrale Längsmuskel *I vlm8* (126) des Prothorax.

Muskeln, welche in der Imago schwächer sind:

Der prothoracale mediale dorsale Längsmuskel *I dlm1a* (127) vielleicht; er ist aber mehr für den folgenden Teilmechanismus in Betracht zu ziehen. — Der mesothorakale *II bm7* (115).

Die umgekehrt intersegmentalen Dorsoventralmuskeln der Halshaut *O idvm1+2* (167, 168).

Spezialmuskeln der Nackenblase:

Die segmentalen dorsalen Längsmuskeln *O dlm0x+y* (165). Ob die lang- und doppelt-intersegmentalen dorsalen Längsmuskeln *Odlm1+2* (163, 164) mitwirken, scheint mir unwahrscheinlich.

Der Vorgang wird dadurch eingeleitet, daß die Flüssigkeit der Leibeshöhle durch einen von der abdominalen medialen Dorsoventralmuskulatur *edvm*, wahrscheinlich mit Unterstützung durch die seitlichen *ldvm*-Dorsoventralmuskeln ausgeübten gewaltigen Druck nach vorn getrieben wird, wodurch die Schwellung des Vorderendes und die Dehnung der Nackenhaut *R* (*Ot*) eintritt und das Vortreten der Nackenblase veranlaßt wird. Als Antagonisten dieser abdominalen Muskeln dürften im Segmente der zweiten Maxille die soeben genannten Muskeln in Betracht kommen, welche durch abwechselndes Nachlassen und Zusammenziehen die Eischale schließlich nachgiebig machen.

Die Rolle der seitlichen Muskeln und des ventralen Längsmuskels darf dabei gewiß dahin ausgelegt werden, daß sie die Flüssigkeit an bestimmte Stellen zu leiten imstande sind; denn es ist nicht unwahrscheinlich, daß durch die Kontraktion der Transversalmuskeln der Zugang zur Kopfhöhle versperrt zu werden vermag. Vosseler (S. 307 unten) glaubt, daß dem »Amnion« allein die Aufgabe zuerteilt sei, die vorzeitige Vergrößerung des Kopfes zu verhüten. Ferner mögen die kräftige intersegmentale Dorsoventralmuskulatur *idvm1+2* und die breite Lage der seitlich gestellten lateralen dorsalen Längsmuskeln geeignet sein, die Seitenteile der Halshaut dem Druck der Flüssigkeit zu entziehen, welche nunmehr in tergaler Richtung wirksam wird und die Nackenblase in Tätigkeit setzt.

Ganz besondere Beachtung verdient hierbei der kräftige prothoracale ventrale Längsmuskel *Ivlm8*. Wenn nämlich unter den starken abdominalen Pressungen die Blutflüssigkeit den Kopf, dessen Innenraum ihr vermutlich durch die Kontraktion der Transversalmuskulatur versperrt ist, gegen das Vorderende der Eischale andrückt, so vermag dieser Muskel, indem er das Vorderende des Tieres im Antagonismus mit der medialen dorsalen Längsmuskulatur energisch herabbeugt, die auf- und abwärts geführte Bewegung der Stirnsäge, des Eizahnes hervorzurufen, deren Reibung gegen die innere Eischale den ersten Riß in derselben hervorruft; vgl. hierbei auch *IIbm7* (115).

Bei energischer Kontraktion der Antagonisten wird die Blutflüssigkeit wieder nach hinten gepreßt, während die Spezialmuskeln der Nackenblase, welche sich bei ausgestülpter Nackenblase in stark gedehntem Zustande befinden müssen, durch ihre Kontraktion die Nackenblase zurücktreten lassen.

Der Mechanismus beruht demnach nicht auf einer einseitigen Druckwirkung der abdominalen Dorsoventralmuskulatur, sondern auf einer antagonistischen Wechselwirkung zwischen dieser einerseits und einer im vorderen Thorax und im Segment der zweiten Maxille gelegenen besonderen Muskulatur anderseits.

Nachdem unter wiederholter Wechselwirkung der antagonistischen Kräfte der Embryo auf diese Weise aus der Eischale befreit ist, tritt

2) der Vorgang der Embryonalhäutung, d. i. der Befreiung aus der ersten Larvenhaut ein. Der Embryo ist innerhalb der Eischale von einer zarten aber widerstandsfähigen Cuticula, der Embryonalhaut, dem Amnion, umschlossen. Als eine echte Larvenhaut mit der biologischen Bedeutung eines Schutzorgans wiederholt sie die Form und die Lagebeziehungen der Teile zueinander, welche den Embryo in seiner typischen Embryonallage auszeichnen, und welche 1905, S. 455, Fig. 8, für die Grille dargestellt ist. Der Unterschied gegenüber der Normallage ist bereits auf S. 623, Bd. C erwähnt worden. Indem die Embryonalhaut in engem Anschlusse an das junge Tier alle Körperformen genau wiederholt, hält sie den Embryo während der gewaltsamen Vorgänge bei der Befreiung aus der Eischale in seiner Embryonallage fest.

Die nächste Tätigkeit besteht nunmehr darin, dieses Häutchen zu sprengen und abzustreifen. Dieser Vorgang ist in kinematischem Sinne von dem vorigen kaum streng getrennt zu halten, da hierfür ähnliche Pressungen auf die Blutflüssigkeit nach vorn in Frage kommen wie dort. Auch liegt, wie erwähnt, zeitlich kein großer Zwischenraum zwischen beiden Vorgängen, da die Embryonalhaut in der Regel

in der Eischale zurückbleibt, während bei der Wanderheuschrecke diese Vorgänge prinzipiell getrennt bleiben auf Grund jener Beziehung, daß das Embryonalhäutchen zunächst noch geschlossen bleibt und daß ihm noch eine weitere, besondere Rolle als Schutzhülle zufällt, wenn das Tier sich durch die Erde hindurcharbeitet (Vosseler 1905, S. 304f.): Gerade bei diesem Tiere dürften der Mechanismus der Nackenblase und die gesamte Embryonalkinematik eine viel größere Bedeutung besitzen, als bei der Grille, und es dürfte die hierfür in Betracht kommende Muskulatur daher mindestens gleichfalls ebenso kräftig entwickelt sein (vgl. Anm. 14, S. 679).

Für diesen Vorgang der Ablage der Embryonalhaut kommt vielleicht weniger die abdominale Dorsoventralmuskulatur (vgl. auch Vosseler, S. 307 unten und S. 308) als die intersegmentale Muskulatur in Betracht; denn die Ablage der alten Cuticula erfordert neben jenen nach vorn gerichteten Pressungen der Blutflüssigkeit ein abwechselndes Ausdehnen und Zusammenschieben der Segmente gegeneinander in der Richtung der Längsachse des Tieres, und dieser Mechanismus scheint ganz besonders an die kräftige einfach-intersegmentale Muskulatur geknüpft. Daß im Speziellen auch der Mechanismus der Nackenblase hierbei in Tätigkeit tritt, vielleicht unabhängig von der Dorsoventralmuskulatur, geht aus den Angaben Vosselers hervor, welcher von besonderen peristaltischen Bewegungen des Kopfes berichtet. Daß diese Vorgänge gleichfalls mit außerordentlichen Muskelkräften verbunden sind, kann ich durch eigne Beobachtungen bestätigen. Sie sind von Vosseler eingehend geschildert.

Gerade für diesen Befreiungsakt ist noch die Beteiligung rotatorischer Muskulatur besonders zu betonen. Es kommen demnach für ihn außer den unter a genannten Muskeln, von denen die Bedeutung der medialen Dorsoventralmuskeln *edvm* vielleicht schon etwas zurücktritt und von denen sämtliche dorsale Längsmuskeln, zumal auch der prothoracale *I dlm1a* (127) ganz besonders in Anspruch genommen werden dürften, außerdem noch folgende Muskeln in Betracht:

Muskeln, welche im ersten Stadium zugrunde gehen:
Der Ast α des lang-intersegmentalen dorsalen Längsmuskels der Nackenregion *O dlm1* (163).

Muskeln, welche nachembryonal schwächer werden:
Die intersegmentalen Dorsoventralmuskeln *I, II, III ism* (52, 86, 130).
Die ventralen Längsmuskeln im Prothorax und im Mesothorax: *I, II vlm2a + b* der Hüfte (120, 79); *I, II vlm4 + 5* (81, 122, 123).

Ferner Muskeln, welche ohne Spezialbeziehung zu diesen Vorgängen zweifellos mitbeteiligt sind, wie die dorsalen Längsmuskeln, besonders auch im Abdomen.

Alle die an beiden Teilphasen des Befreiungsmechanismus beteiligten Muskeln also vollziehen unter sehr gewaltsamen Bewegungserscheinungen die Sprengung der Eischale und die erste Häutung; sie befreien den Embryo aus der Embryonallage.

Die meisten derselben übertreffen an Mächtigkeit der Masse und Kraftwirkung alle Muskeln, welche im nachembryonalen Leben des Tieres zur Funktion gelangen, selbst die Flugmuskulatur, und gerade die mächtigsten Muskeln wiederum dieses antagonistischen Systems gehen in den ersten Tagen des nachembryonalen Lebens mehr oder minder schnell und vollständig zugrunde.

b. Der Sicherungsmechanismus.

3) Die Herstellung des Normalzustandes, d. h. der Normallage der Teile.

Das Tier ist nunmehr von der hindernden Embryonalhaut befreit und ist imstande, den Körperregionen und den Extremitäten diejenige Stellung zu verleihen, welche das Tier zur normalen Lebenstätigkeit befähigt.

Dieser Mechanismus ist gleichfalls nicht scharf gesondert zu halten von den beiden vorigen; denn er beansprucht gleichfalls eine Anzahl vergänglicher und bleibender Muskeln, welche dort tätig waren. Er knüpft aber auch außerdem an eine Reihe von Muskeln an, welche nachembryonal schwächer oder gänzlich rudimentär werden oder solcher, welche auffallend kräftig entwickelt sind ohne später schwächer zu werden oder endlich solcher, deren Stellung keine andre Deutung zuläßt — alles Muskeln, welche anscheinend die Aufgabe haben, die für den Normalzustand charakteristischen Lagebeziehungen herzustellen, sofern solche in der Embryonallage noch nicht vorhanden waren. Diese Muskeln sind ferner imstande, bei den gewaltsamen Vorgängen, welche mit der Sprengung der Eischale, besonders aber mit der ersten Häutung verknüpft sind und welche die Lage der Teile in kompliziert gestalteten Bezirken zu stören trachten, durch ihre Kontraktion zu schützen, — alles Aufgaben, welche einem Teile der Muskeln auch noch bei den späteren Häutungen zufallen mögen. Der Mechanismus ist daher ein Gestaltungs- und Sicherungsmechanismus.

Es kommen außer den genannten Muskeln — unter ihnen

besonders wieder die segmentalen dorsalen Längsmuskeln der Nackenregion *Odlm0x, y* — noch folgende in Betracht: Es sind sämtlich Muskeln, welche in der Imago noch erhalten geblieben sind, zum Teil allerdings in einem äußerst rückgebildeten Zustande:

Die intratergalen Muskeln in den flügeltragenden Segmenten *II* und *IIIpm9—pm13* (67—71, 103—107). Diese im Übergangszustande zum Teil besonders kräftigen Muskeln nähern nachembryonal die basalen Teile der Flügelduplikatur einander und sichern den Bestand der Falte während des Häutungsvorganges.

Die eigentümlichen Spezialmuskeln im Prothorax:

Der unterbrochene Seitenmuskel *Ipm15* (144) im episternalen Bezirke, welcher die basale Pleurallamelle an den Vorderrand des Pronotum, des Halsschildseitenlappens, heranzieht.

Der epimerale unterbrochene Seitenmuskel *Iltm16* (145), welcher vielleicht einer allzustarken Spannung der prothoracalen Seitenwand entgegen wirkt.

Der lange »tergalpleurale« *Ipm17* (146), welcher das obere Ende der Pleurallamelle, bzw. das Tergit mit dem seitlich tief sternalwärts hinabreichenden und eingebogenen Vorderrande des Pronotum verbindet.

Die Muskelfasern des basalen Halsschildseitenlappens *Ibsm18* (149), welche in einer den intratergalen Flügelmuskeln analogen Weise die Herstellung und Sicherung der Duplikatur des Halsschildseitenlappens vollziehen.

Schließlich kommen noch folgende Muskeln hinzu, aus deren Stellung oder aus deren frühzeitiger kräftiger Ausbildung eine Beteiligung am Sicherungsmechanismus höchst wahrscheinlich ist; zugleich aber würden diese zum Teil nicht schwächer werdenden Muskeln auch bei späteren Häutungen wirksam sein (vgl. Bd. C, S. 806). Es sind folgende:

Die episternalen tergalpleuralen Seitenmuskeln *IIIpm8* (66) und *IIpm8a + x* (102) der flügeltragenden Segmente in der Intersegmentalfalte.

Die bereits vorher mitgenannten intratergalen Muskeln *pm 12, 13* (70, 71; 106, 107) in den flügeltragenden Segmenten, welche nicht schwächer werden und deren kräftige Ausbildung in Ermangelung andrer Aufgaben sonst nicht verständlich ist.

Die metathoracalen dorsalen Längsmuskeln *IIIdlm1, 3* und *4* (48, 50, 51) und der Darmmuskel *IItim* (118).

Über den mesothorakalen *IIbm7* (115) vgl. S. 457 f.

Der eigenartige Sternalmuskel *I, II, IIIsrm8* (77a, 115a, 156), dessen Bedeutung noch nicht genügend geklärt werden konnte, sei wenigstens in diesem Zusammenhange erwähnt.

Alle diese Muskeln treten im gleichsinnigen oder antagonistischen Zusammenwirken untereinander und mit andern Muskeln auf, dessen Einzelheiten sich schwer verfolgen und noch schwerer in Kürze schildern lassen, im letzteren Falle immerhin hypothetisch bleiben müssten. Zudem ist man bei Beurteilung dieser Verhältnisse fast gänzlich auf Kombinationen angewiesen. Jedenfalls geht aber aus dieser Übersicht hervor, daß ganz besonders die vorderen Regionen des Tieres derartigen Umwandlungen ausgesetzt und mit Sicherungen versehen sind; ein Vergleich der Embryonallage mit dem Normalzustande bestätigt dies.

Die Verkleinerung des Abdomen und die Pressung der Körpersäfte in den Kopf hinein, der sich infolgedessen ganz unverhältnismäßig vergrößert, während er in der Embryonallage relativ klein war, bedeutet wahrscheinlich die letzte Funktion der abdominalen medialen Dorsoventralmuskeln, welche danach sehr schnell zugrunde gehen. Jedenfalls verschwinden sie von allen Muskeln der Embryonalkinematik zu allererst.

Der Verkürzung der Nackenhaut und der Herstellung der typischen Faltung derselben dienen wahrscheinlich die Transversalmuskeln des Kopfes, die Antagonisten der Dorsoventralmuskeln, in einer letztmaligen Funktion ferner die längslaufenden Nackenmuskeln *Odlm0*, besonders deren vordere Gruppe *y*. Von den Transversalmuskeln wurde angenommen, daß sie zeitweise den Körpersäften den Eintritt in den Kopf verwehren könnten. Jedenfalls sichern sie zudem die Lagebeziehung der seitlichen Hinterhauptsteile zueinander, und es ist möglich, daß sie bei geringerem Kontraktionszustande hierbei der Blutflüssigkeit den Weg in den Kopf freigeben. Besonders die Transversalmuskeln des Tentorium gehen verhältnismäßig spät zugrunde, und es ist wahrscheinlich, daß sie noch lange im Sinne einer Sicherung der Lagebeziehungen zwischen den beiderseitigen Teilen der Halshaut und des Hinterhaupts wirksam sind, so lange, bis die Chitinteile hart geworden sind.

Die kinematischen Beziehungen sind derartig vielseitig, daß sich eine große Anzahl von Möglichkeiten ergibt, denen wir hier nicht nachgehen können.

Die Verkürzung des Nackenraumes, die Herstellung von dessen normaler Faltung, das Schwinden des vorderen Nackenraumes sind

mit den Kontraktionswirkungen der dorsalen Längsmuskeln innig verknüpft. Sie haben zur Folge, daß der Kopf in seine normale, unter das Halsschild zurückgezogene Lage eintritt. Schnittbilder durch einen Übergangszustand mit bereits fast hergestellter Normallage (vgl. Nr. 7, Bd. C, S. 611) zeigen alle Muskeln der Nackenhaut in starkem Kontraktionszustande.

Die zahlreichen Spezialmuskeln des Prothorax lassen vermuten, daß dessen Gestaltungsverhältnisse in der Embryonallage noch weit verschieden von denen des Normalzustandes sind; Unterschiede, die gewiß mit der herabgebeugten und gegen das Prosternum angedrückten Lage des Kopfes in Verbindung zu bringen sind.

Über die kinematischen Aufgaben der intratergalen Muskulatur innerhalb der Flügelanlage in der S. 474, 646 angedeuteten Richtung kann erst die Untersuchung des Embryo Endgültiges lehren.

Schließlich ist das Tier erhärtet und befindet sich in den endgültigen, fortab weniger tiefgreifenden Umänderungen und Störungen ausgesetzten Lagebeziehungen des Normalzustandes, und die Übergangsmuskulatur gelangt zur Rückbildung, oder sie geht zugrunde.

Wie sich die kinematischen Bedingungen bei den späteren, nachembryonalen Häutungen verhalten, kann erst nach Untersuchung der nachembryonalen Stadien abschließend beurteilt werden. Daß sie verschieden sind, habe ich gemäß der zurzeit bereits möglichen Erkenntnis an verschiedenen Stellen erwähnt. Ohne auf Einzelheiten hierüber an dieser Stelle einzugehen, sei nur ganz allgemein die Abschwächung der intersegmentalen Bewegungserscheinungen bei den nachembryonalen Häutungsvorgängen betont, gegenüber der besonders schwierigen und mit tiefgreifenden Umgestaltungen verbundenen Embryonalhäutung[1].

Die besondere Betrachtung der darauf folgenden physiologischen Massenumlagerung in ihrem physiologischen Verhalten ist nicht Gegenstand dieser Untersuchung, vgl. S. 615 f., Bd. C.

Mit dieser ganz allgemeinen Übersicht sei die Betrachtung der Embryonalkinematik abgeschlossen. Die Einzelheiten der Teilmechanismen in ihrer Aufeinanderfolge werden sich schwer ergründen lassen; sie bedürften besonderer Untersuchungsmethoden und Voraussetzungen. Vorliegende Angaben bedeuten ein Nebenergebnis der vergleichend anatomischen Untersuchung, aus welcher sich gleichwohl ein im wesentlichen wohl richtiges Bild dieser Vorgänge konnte entwickeln lassen.

Von allgemeinem Interesse ist das Ergebnis dieser letzteren Be-

[1] Man beachte hierzu die braunen Linien auf Tafel XXVI.

trachtung, daß zur Herstellung der normalen Lagebeziehungen spezielle Muskeln notwendig sind. Die Normallage wird also zum großen Teile auf grob-mechanischem Wege durch einzelne, ganz bestimmt gerichtete Muskelkräfte hergestellt. Sie ist nicht ausschließlich die Folgeerscheinung von etwa präexistenten Spannungsverhältnissen in den neuen Chitinteilen unter der alten Haut, in welchen die endgültigen Formen potentiell enthalten sind, so daß sie nach dem Abstreifen der alten Haut von selbst — infolge der Elastizität der Teile selbst — in die Normallage eintreten würden. Damit ist nicht gesagt, daß dieses, den Chitinteilen selbst etwa innewohnende, in entwicklungsmechanischem Sinne formgestaltende Prinzip, über welches übrigens wenig bekannt ist, ausgeschaltet werde. Aber es ist von Interesse, daß hierbei immerhin eine Reihe von formgestaltenden Vorgängen beteiligt ist, welche durch die willkürliche Muskulatur eingeleitet werden und, wenn auch vielleicht nicht durch einen besonderen Willensakt des Tieres, so doch auf Grund gesetzmäßig auftretender physiologischer Zustände im Übergangszustande des ersten Stadiums in Erscheinung treten.

Die seitliche Ansicht eines Embryo innerhalb der Eischale auf Taf. XXVIII, Fig. 43, veranschaulicht die besprochenen Vorgänge und läßt die Wirkungsart des Befreiungs- und Sicherungsmechanismus erkennen; vgl. die Figurenerklärungen S. 670f. und zu Fig. 17, Bd. C.

Ob bei diesen Vorgängen der Embryonalkinematik des Schlüpfens aus dem Ei und aus der ersten Larvenhaut in der von Künkel 1890 (zitiert Bd. C, S. 622) vermuteten Weise eine vom Darm aufgenommene Luftmenge mitwirkt, indem sie den Innenraum des Körpers erweitert, möchte ich bezweifeln. Denn einmal scheint mir der beschriebene Embryonalmechanismus für die genannten Vorgänge auszureichen, anderseits ist von einer besonderen Erweiterung des noch Dotterreste enthaltenden (Bd. C, Taf. XXV, Fig. 26, 28, 29) Darmes im Übergangszustande nichts zu sehen (Textfig. 1, 4, 6, 11, S. 645ff.).

Es ist auch nicht unmittelbar einzusehen, in welcher Weise der von der Eischale und dem Embryonalhäutchen eingeschlossene Embryo die Luft ohne weiteres aufzunehmen vermöchte. Im Gegenteil: Erst nach der Befreiung aus den Embryonalhüllen und im Normalzustande (vgl. Textfig. 7, S. 657) nimmt der Darm und durch ihn veranlaßt auch der gesamte Körperumfang besonders im Abdomen in dem durch den Vergleich der genannten Figuren erkennbaren beträchtlichen Maße zu. Daß dieser Vorgang — also die Herstellung des Normalzustandes nach erfolgter Befreiung aus den beiden Embryonal-

hüllen — durch die Aufnahme von Luft eingeleitet werde, ist allerdings sehr wahrscheinlich, ebenso auch, daß erst dann das Tier zur Nahrungsaufnahme befähigt sein mag (vgl. die Inhaltsmassen des Darmes in Bd. C, Taf. XXVf., Fig. 27, 30, 31).

Es muß nach diesen Erwägungen gerade der Unterschied betont werden, welcher zwischen der Embryonalhäutung einerseits und den späteren nachembryonalen Häutungen anderseits besteht: Jene vollzieht sich ausschließlich durch Muskelkontraktion und durch den Blutdruck, die letzteren werden durch die Möglichkeit der Luftaufnahme mittels Tracheen und Darm in solch erheblichem Maße unterstützt, daß es vielleicht gerade aus dieser Beziehung heraus zu verstehen ist, weshalb die Kraftwirkungen seitens der Muskulatur bei den späteren Häutungen bei weitem nicht den Grad erreichen, den sie im Embryonalmechanismus besitzen, indem die zugrunde gegangene Muskulatur durch ein andres, den Innenraum des Körpers nicht so sehr belastendes, im Volumen veränderungsfähiges »Drucksystem« eben das Darm- und das Tracheensystem, ersetzt zu werden vermag.

Über die morphologisch-biologische Auffassung der Metamorphose vergleiche man auf Bd. C, S. 810 unter »Weitere Folgen«.

VII. Schlußbemerkungen.

Hiermit möchte ich das Thema vorläufig abschließen, obgleich die völlige Verwertung des beschriebenen Stoffes noch nicht beendet ist: Denn bei dem großen Umfange der vorliegenden Untersuchung und den vielfachen Berührungspunkten mit allgemeinen Fragen der Insektenmorphologie und -biologie müßten manche Gesichtspunkte, deren Grundlagen uns in vorliegender Untersuchung vielfach begegnet sind, im Zusammenhange für sich behandelt und weiter ausgeführt werden. Sie sind an den betr. Stellen genannt worden (Bd. C, S. 596 u. a.).

Ganz besonders möchte ich auch an dieser Stelle noch einmal auf die bei den Beschreibungen einzelner Muskeln (vgl. Nr. 78a, 116a, 156) begegneten und auch in den Abbildungen (Textfig. 26, 29, 33ff. Bd. C und Taf. XXII, Fig. 16ff.) angedeuteten Organe vermutlich chordotonaler Natur aufmerksam machen.

Die Erweiterungen unsrer Untersuchung würden in dreierlei Richtung liegen:

1) Es müssen die Ergebnisse zu Folgerungen allgemeiner Natur verwendet und unter deren Berücksichtigung zu einem Vergleiche mit Vertretern der übrigen Insektenordnungen benutzt werden. Denn es dürfte gerade der Vergleich eines ersten Entwicklungsstadiums

mit der Imago eine Grundlage geboten haben, welche ein tieferes Eindringen in die speziellen Organisationsverhältnisse des Bewegungsapparates ermöglicht und durch eine solche Übertragung ein Verständnis für den in verschiedener Richtung oft einseitig und unter bedeutenden Vereinfachungen weiter entwickelten Körperbau der verschiedenen Insekten und für dessen Verrichtungen auf kinematischer Grundlage im speziellen anbahnt. In dieser Hinsicht dürfte jeder Vergleich irgendeines Vertreters aus andern Insektenordnungen lohnend sein. Es genügt dabei nicht, allein eine Beschreibung irgendeines Organsystems gegeben zu haben; sondern erst durch die Vergleichung zweier verschiedener Formen oder Zustände können jene Grundsätze, welche für die Gestaltungsverhältnisse einer Organisationseinheit im einzelnen in Frage kommen, abgeleitet werden, ausreichender, als dies bei einem Vergleiche der einzelnen Segmente eines einzelnen Tieres geschehen könnte.

Nur auf solche Weise dürften einseitige morphologische Schlußfolgerungen vermieden werden, welche ohne die Berücksichtigung kinematisch-biologischer Verhältnisse, dafür aber mit einem gewissen Aufwande von phylogenetischer Spekulation und unbewiesenen Vermutungen, besonders auch hinsichtlich der Skeletverhältnisse die Organisation in morphologischem Sinne zu klären suchen. Solche Versuche sind, von Gegenbaurs Tracheenkiementheorie für die Flügel angefangen, bis in die neueste Zeit in verschiedenen Richtungen herrschend gewesen und führten zu Anschauungen, unter deren Zwange ich bei der Bearbeitung der Anatomie der Imago Folgerungen nicht glaubte ziehen zu dürfen, die jetzt ohne weiteres zu Voraussetzungen geworden sind. Ich habe mich an verschiedenen Stellen darüber ausgesprochen, möchte aber auch hier noch einmal besonders hervorheben, daß für die Begründung der Anschauungen über Organisationsverhältnisse im einzelnen die Argumente phylogenetischer Spekulation niemals beweiskräftig sein können. Es ist methodisch unrichtig, Beweisgründe einem Zusammenhange zu entlehnen, dessen Einzelheiten selbst noch strittig sind, und welcher selbst das Ziel immer erneuter Beweisführungen sein muß. So dürfen unsre Ergebnisse zwar in phylogenetischen Schlußfolgerungen enden, da der wahrscheinliche Bestand der historischen Zusammenhänge aus den Organisationsverhältnissen der lebenden Organismen doch erst erschlossen werden soll, nicht aber beginnen sie mit solchen. Auch aus einer derartigen Überlegung heraus glaube ich, gestützt auf die gewonnenen neuen Ergebnisse, gegenüber den zurückgewiesenen Anschauungen Stellung nehmen zu sollen.

2) Ferner liegt die bereits angedeutete Notwendigkeit vor, in dreierlei Richtung die gewonnenen Anschauungen zu bestätigen bzw. zu erweitern durch Untersuchungen an Tieren, welche wie die Maulwurfsgrille ein besonderes kinematisches Interesse bieten, und an solchen, welche, wie z. B. primär flügellose Insekten, im Besitze sogenannter archaistischer Merkmale sind und welche die Grundzüge der Organisation in noch ungestörter Durchführung erwarten lassen. Schließlich ist es notwendig, hinsichtlich der zwischen Beinmechanik und Flügelbewegung bestehenden kinematischen Wechselbeziehungen einen an der Grille allein zum Teil nur unvollkommen durchführbaren und gleichfalls teilweise noch nicht genügend gesicherten Teil der Ergebnisse durch Untersuchungen an Insekten zu ergänzen, welche sich durch einen verschiedenen Grad der Flügelentwicklung und Flügelkinematik unterscheiden.

3) Von geringerer Bedeutung erscheint der wünschenswerte Abschluß und die Vervollständigung der vorliegenden Untersuchung durch die eingehende Berücksichtigung des Embryonalzustandes selbst und der übrigen nachembryonalen Entwicklungsstadien. Ein besonderer Vorzug gerade dieses ersten Stadiums aber mit seinen eigenartigen Organisationszuständen liegt darin, daß es wesentliche und ausreichende Aufschlüsse schon in beiderlei Vergleichsrichtung ergeben hat.

Vorerst muß es mir genügen, eine ausreichende Vergleichsgrundlage für die Organisationseinheit des Skelettes und der Muskulatur der Insekten an einem anscheinend sehr geeigneten Vertreter primitiver Organisationszustände geschaffen zu haben, auf welcher weitere Arbeiten in dieser Richtung aufbauen können. In dieser Hinsicht dürften die Entwicklungszustände im Übergangszustande des ersten Stadiums zwar für den Vergleich mit der Imago schon von Interesse gewesen sein; sie dürften aber für die Morphologie der Insekten überhaupt noch außerdem einen ganz besonderen Vergleichswert besitzen. Der Zweck der Untersuchung war es, den Gang der Metamorphose in den einzelnen Stadien zu verfolgen, um einige spezielle, allgemein gültige, morphologische Fragen zu klären. Der Erfolg des Vergleichs schon eines einzigen derselben, des ersten Stadiums, mit der Imago liegt — abgesehen von der Behandlung, bzw. der Erledigung eines Teiles der genannten morphologischen Fragen — in einer ganz andern Richtung: In dem durch die Vergleichung aufgetretenen Gesichtspunkte der kinematischen Behandlung des ganzen Zusammenhanges. Besonders in diesem Sinne glaube ich dem Wunsche

Grabers, welcher über die Vernachlässigung gerade der »Glanzpartie des ganzen Kerforganismus« klagt (1877 »Die Insekten«, Bd. I, S. 97) entsprochen und die beiden Stadien nach Möglichkeit erschöpfend behandelt oder die Notwendigkeit neuer Untersuchungen kinematischer und histologischer Natur nahegelegt zu haben; ich glaube jenen spekulativen Untersuchungen mit Nachdruck entgegenzutreten, welche aus einseitigen topographischen Befunden morphologische Schlüsse ziehen oder ohne ein genügendes Eindringen in den anatomisch-physiologischen Zusammenhang von biozentrischen Erwägungen aus sogar zu weitgehenden phylogenetischen Folgerungen gelangen.

VIII. Zusammenstellung einiger Ergebnisse.

Allgemeines.

1) Die nachembryonale Metamorphose der Hausgrille ist im ersten Stadium mit tiefgreifenden Umgestaltungen hinsichtlich der Muskulatur verbunden, welche die Erkenntnis von der morphologischen Grundlage in der Muskelverteilung in den nachembryonalen Stadien sehr beeinträchtigen, und welche nur aus kinematischen Beziehungen zu verstehen sind; vgl. S. 639ff. u. Bd. C, S. 694, 810.

2) Die im Verlaufe der nachembryonalen Metamorphose hinsichtlich des Chitinskelettes eintretenden Umgestaltungen beziehen sich einerseits auf die Ausgestaltung der Nackenhaut nach dem Fortfall des Mechanismus der Nackenblase schon innerhalb des ersten Stadiums, anderseits nur auf jene Bezirke, in welchen der Imago typische Organe noch nicht zur Ausgestaltung gelangt sind; d. h. in letztem Falle beziehen sie sich ausschließlich auf die Ausgestaltung der tergalen Region, der Tergalplatten und des Flügels mit seinen Gelenkteilen; ferner der Phragmen und der Einbeziehung des ersten Abdominalsegmentes in den Thorax.

Das innere Skelet im Stadium 1 gleicht dem imaginalen in allen wesentlichen Zügen, vgl. Bd. C, S. 630ff.

3) Die hinsichtlich der Muskulatur im Verlauf der nachembryonalen Entwicklung eintretenden Veränderungen vollziehen sich hauptsächlich innerhalb des ersten Stadiums und geben zur Unterscheidung eines Übergangszustandes von einem Normalzustande des ersten Stadiums Anlaß, vgl. Bd. C, S. 624 und Anm. 14.

Eine ebensolche Unterscheidung trifft auch für die Imago zu.

4) Die Muskulatur im Übergangszustande des ersten Stadiums ist vollständiger, zahlreicher und zum Teil kräftiger ausgebildet als die Muskulatur in den nachembryonalen Stadien und

in der Imago; da besonders im Abdomen und in der Halshaut eine große Zahl von Muskeln schon innerhalb des ersten Stadiums zugrunde geht; vgl. S. 562ff., 568; Bd. C, S. 623, 637, 694.

5) Eine ausreichende Beurteilung morphologischer Verhältnisse und kinematischer Bedingungen läßt sich nur durch die Befunde an der Muskulatur in embryonalen oder in sehr jungen Zuständen des ersten Stadiums vermitteln; vgl. S. 592; Bd. C, S. 595.

6) Als Muskeln der Embryonalkinematik sind alle diejenigen Muskeln zu bezeichnen, welche schon innerhalb des Stadium 1 an Stärke erheblich abnehmen oder völlig zugrunde gehen; vgl. S. 641 und Schema III, IV, Taf. XXVf., XXVIII.

7) Der Normalzustand des ersten Stadiums ist hinsichtlich der Muskulatur mehr als im äußeren Skelet im wesentlichen ein Abbild des fertigen Tieres, der Übergangszustand des ersten Stadiums hingegen gibt allein hinsichtlich der Muskulatur jene Vollständigkeit der morphologischen Grundlage, welche als Ausgangspunkt für die Beurteilung aller Insekten gilt.

8) Im Verlaufe der nachembryonalen Metamorphose tritt — von der Embryonalkinematik des Übergangszustandes abgesehen — eine relative Massenzunahme oder eine Rückbildung von Muskeln ein, während eine Anzahl Muskeln relativ gleich kräftig bleibt.

9) Schwächer werden im Verlaufe der nachembryonalen Metamorphose hauptsächlich ein Teil der intersegmentalen und einige intratergale Muskeln, ferner die abdominalen dorsoventralen Seitenmuskeln; vgl. Schema III, IV, Taf. XXVf; S. 585f.

10) Kräftiger werden hauptsächlich solche Muskeln, welche in der Imago als Flügelmuskeln tätig sind — abgesehen von den intratergalen Muskeln—; außerdem mehrere sternale Muskeln und einige intersegmentale Dorsoventralmuskeln der Halshaut; vgl. Schema III, IV, Taf. XXVf; S. 585f.

11) Fast sämtliche Muskeln der Imago, die wesentlichen Flügelmuskeln einbegriffen, sind bereits im ersten Stadium ausgebildet; es fehlen sehr wenige Flügelmuskeln, deren Bedeutung für die Flügelmechanik und für die Auffassung des Sachverhaltes gering ist; ferner wenige sternale Muskeln; vgl. S. 474 und Bd. C, S. 638, 811.

12) In der Bildung von Teilmuskeln ist im Verlaufe der nachembryonalen Metamorphose bei der dorsalen und ventralen Längsmuskulatur ein Rückgang zu verzeichnen, eine geringe Zunahme hingegen innerhalb der dorsoventralen Flügelmuskeln und in der sternalen Muskulatur; vgl. S. 460, 586, 592f., 617f., 626; Bd. C, S. 811.

13) Im Verlaufe der nachembryonalen Entwicklung treten vielfach geringe Lageverschiebungen auf, welche mit der endgültigen Anordnung der Flügelmuskeln und mit den Verhältnissen der intersegmentalen Verbindung zusammenhängen.

14) Die Annahme von beträchtlichen Lageverschiebungen der Muskelansatzstellen, d. h. einer Wanderung solcher Ansatzstellen am Skelet entlang, trifft nicht in dem 1905 für wahrscheinlich gehaltenen Maße zu. Insbesondere ein Übersetzen von Muskeln über Faltenbezirke hinweg (1905, S. 454, 490) oder eine Verlagerung von Muskeln am Hüftrand ist aus allgemeinen Voraussetzungen heraus nicht annehmbar. Dagegen zeigt es sich, daß Muskeln leicht gänzlich verschwinden, wenn funktionelle Aufgaben fortfallen, anderseits auch nach Bedarf auftreten können, vgl. die Muskeln, welche keiner bestimmten Kategorie angehören; S. 771, 784.

So ist ein unregelmäßiges Auftreten von Muskeln beobachtet worden, welche in der Regel fehlen, welche aber durch ihren »historischen« Charakter von großem morphologischen Werte sind; vgl. *IIIipm5* (72). Ferner treten Muskeln unter gewissen pathologischen Bedingungen auf, vgl. Bd, C, S. 614, 733.

Hierzu S. 505ff., 508, 511, 563, 570, 593, 605, 623 und Bd. C, S. 705, 761, 771, 776, 784 und den Vortrag Basel 1911, S. 293.

15) Es sind keine Fälle beobachtet worden, in denen funktionslose Muskeln als »rudimentäre Organe« erhalten bleiben (vgl. Vortrag Basel, S. 294). Vgl. aber *ltm16*, S. 493.

16) Die wichtigste Grundlage für die Beurteilung morphokinematischer Verhältnisse, speziell auch für die Auffassung der Gestaltungen im Chitinskelet in morphologischem Sinne ist die Unterscheidung und die begriffliche Feststellung der Muskelkategorien, vgl. Bd. C, S. 602ff., 638ff. und Vortrag Basel 1911, S. 285.

17) Der begrifflichen Unterscheidung von Kategorien, Gruppen usw. entspricht nach Maßgabe gleichwertiger morphologischer Gesichtspunkte und Abschätzung im Skelet die Durchführung der Begriffe Region, Bezirk usw. (vgl. Bd. C, S. 604).

18) Im Übergangszustande des ersten Stadiums geht eine Reihe für die morphologische Erkenntnis wichtiger Muskeln zugrunde. Die Anschauungen über die Organisation des Bewegungsapparates der Insekten haben sich infolgedessen wesentlich geändert. Die wesentlichen Unterschiede gegenüber der Imago beruhen hinsichtlich der Muskulatur in dem Untergange der gesamten Kategorie der medialen Dorsoventralmuskulatur und in der Verein-

heitlichung der dorsalen Längsmuskulatur im Abdomen, in dem Fortfalle dorsaler Längsmuskeln des zweiten Maxillensegmentes u. a.

19) Die Homologien im Skelet und in der Muskulatur lassen sich auf Grund der Befunde am ersten Stadium in allen thoracalen und abdominalen Segmenten viel spezieller durchführen, als es auf Grund der imaginalen Befunde statthaft schien.

20) Die allen Segmenten hinsichtlich der Muskulatur gemeinsam zukommende Grundlage der Organisation ist im ersten Stadium in der Muskulatur des Abdomen am vollständigsten und reinsten erhalten. Es lassen sich daher die Grundzüge abdominaler Muskelverteilung sogar im speziellen auf den Thorax und durch dessen Vermittlung zum Teil noch auf das Segment der zweiten Maxille übertragen.

21) Die Durchführung spezieller Entwicklungszustände bzw. divergenter Gestaltungseinzelheiten in den Segmenten nimmt in der Richtung von hinten nach vorn zu; S. 439, 492; 1905: S. 476, 513, S. 519, Anm. 13.

Hierin ist eine Regel von der allmählichen Differenzierungsabstufung in den Organisationsverhältnissen benachbarter Segmente zu erkennen; sie besagt: die Differenzierungshöhe schreitet nach vorn allmählich zu, so daß man bei der Beurteilung eines Segmentes der Kenntnis des nach hinten zu folgenden bedarf; das dritte Abdominalsegment gilt hierbei als Ausgangspunkt, während sich das zweite Maxillensegment von jener unter 20) genannten Grundlage am weitesten entfernt. Dies bestätigen besonders die Befunde am ersten Stadium, vgl. hierzu S. 476, 513, 633; Bd. C, S. 631, 701, 734 und Vortrag Basel 1911, S. 286 d.

22) Gegenüber der an der Imago erhaltenen Anschauung sind auf Grund der Befunde am ersten Stadium hinsichtlich der Einteilung der Muskeln in Kategorien und Gruppen neue und sehr wesentliche Unterscheidungen in morphologischem Sinne eingetreten. Es muß die Kategorie der medialen Dorsoventralmuskulatur von der der dorsoventralen Seitenmuskulatur, es müssen die Kategorien: echte tergalpleurale Seitenmuskeln von intratergalen, nur in topographischem Sinne tergalpleuralen Muskeln unterschieden werden, Bd. C, S. 806.

Von besonderer Bedeutung wird auch noch die Unterscheidung einer dorsalen Längsmuskulatur des tergalen Seitenbezirks von einer vierteiligen medialen Gruppe; S. 564, 624; Bd. C, S. 644, 693, 741 ff.

23) Sämtliche Muskelkategorien sind primär in allen Segmenten vertreten, und sie sind bei einem Vergleiche der Seg-

mente untereinander je im speziellen vergleichbar. Ungleichheiten jedoch zeigen sich in der sternalen Muskulatur des Thorax und des Abdomen. In den Thoracalsegmenten ist die Muskeleinteilung um die Kategorie der intratergalen Muskeln vermehrt, während im Segmente der zweiten Maxille jegliche Seitenmuskulatur fehlt.

24) Die Zerlegungsart innerhalb der einzelnen Muskelkategorien in bezug auf bestimmte Skeletbezirke geschieht in solcher Weise, daß einander benachbarte Kategorien, sofern sie sich an der Bewegung gleicher Skeletbezirke überhaupt beteiligen können, an den einzelnen Teilstücken dieser Bezirke in analoger Weise differenziert auftreten. Hierin ist eine Regel von der gleichwertigen (äquivalenten) Beteiligung verschiedener Muskelkategorien in gleichen Bewegungsbezirken bei gleichartigen Bewegungsvorgängen zu erkennen, S. 463, 472, 500, 589; Bd. C, S. 770; aber 773 unten.

25) Die Homologien in den Segmenten lassen sich nur nach dem Verhalten der Muskulatur beurteilen (1905, S. 739, Nr. 13).

26) Die im Chitinskelet vorliegenden Gestaltungsverhältnisse besitzen an sich nicht den geringsten Wert für morphologische Fragen. Das Verhalten des Skelettes ist eine unmittelbare oder mittelbare Folgeerscheinung der Muskulatur und allgemeiner, durch letztere vermittelter Beziehungen kinematischer Natur. Die Beziehungen sind in jedem Einzelfalle zu prüfen. Auch dort, wo sich Homologien in der Muskulatur im einzelnen durchführen lassen, kann die Ausgestaltung im Chitinskelet noch sehr verschieden sein. Dies zeigt der Vergleich der Imago mit dem ersten Entwicklungsstadium, zwischen Stadien, in welchen trotz gleicher Muskelverteilung die Ausgestaltung des Chitinskelettes in den flügeltragenden Segmenten infolge der verschiedenartigen kinematischen Bedingungen je eigene Wege befolgt; vgl. u. a. Bd. C, S. 636, 771, 777, 782, 792.

Morphologisch-Spezielles.

27) Die im tergalen Seitenteile der flügeltragenden Segmente befindliche Faltenduplikatur ist entgegen den bisherigen Anschauungen keine Grenzfalte zwischen der tergalen und pleuralen Region; sie ist die echte Flügelanlage; vgl. S 624; Bd. C, S. 633, 795.

28) Die Anlagen der einander morphologisch gleichwertigen Flügel sind gleichfalls einander völlig gleichwertig (S. 610).

29) Die Flügel sind keine »Fortsetzungen der tergalen Seitenteile« oder, d. h. vom Tergit beweglich abgesetzte Seitenplatten an

der Übergangsstelle zwischen tergaler und pleuraler Region. In ihrer Lage zwischen zwei verschiedenen Kategorien dorsoventraler Muskulatur bestätigen sie sich als ausschließlich tergale Faltenbildungen. Das Flügelgelenk ist ein Intratergalgelenk.

Die Frage darf auf Grund der Untersuchung am ersten Stadium als endgültig gelöst betrachtet werden; vgl. S. 615 u. 623 ff.

30) Der Flügel befindet sich bereits im ersten Stadium hinsichtlich der kinematischen Vorbedingungen auf einer hohen Entwicklungsstufe. Diese zeigt sich sowohl in den Gestaltungsverhältnissen des Skelettes, als auch hinsichtlich der Muskulatur durch das Auftreten aller wesentlichen und fast sämtlicher Muskeln, sogar in ihren für den fertigen Flügel typischen Lagebeziehungen. Die Entwicklung des Flügels kommt bereits durch die Entwicklung im Ei zu einem prinzipiellen Abschlusse, und von einer nachembryonalen »Entstehung« des Flügels kann im alt-hergebrachten Sinne keine Rede sein. Die nachembryonale Metamorphose muß auch hinsichtlich der Flügel lediglich als eine quantitative bezeichnet werden; vgl. S. 475, 526, 627 f.; Bd. C, S. 751, 783, 798.

31) Die hochentwickelte Flügelanlage im Stadium 1 muß als eine mit den biologischen Eigentümlichkeiten des Larvenlebens der Hemimetabola und Epimorpha in passender Beziehung stehende, besondere Form der Entwicklung aufgefaßt werden und zwar als eine mit den Imaginalscheiben der Holometabolen in gewisser Weise vergleichbare Art von Hemmungszustand, welcher in den letzten Larvenstadien nur noch hauptsächlich zur äußeren Entfaltung zu kommen braucht.

In diesem Sinne trägt das erste Stadium der Grille als eine Hemmungsbildung Spuren sekundärer cänogenetischer Veränderungen, indem aus den Beziehungen besonderer Anpassung die äußere Entwicklung gegenüber der inneren als rückständig, d. h. gehemmt erscheint (vgl. hierzu die Bedeutung der Differenzierung der thoracalen Flügelmuskeln im Stadium 1, Bd. C, S, 751).

32) In der frühzeitigen Anlage des Flügels schon während der Embryonalentwicklung kommt bei den pterygoten Insekten das hohe phylogenetische Alter des Flügels zum Ausdruck.

33) Die Beurteilung vom Wesen der Metamorphose bei den Insekten erhält durch die Feststellung einer hochdifferenzierten Flügelanlage im ersten Stadium, sowie durch den Untergang beträchtlicher und morphologisch wichtiger Muskelgruppen, welche an der Embryonalkinematik beteiligt sind, eine begriffliche Erweiterung; vgl. S. 810.

In systematischer Hinsicht erhält mit der Feststellung einer schon im Ei hochdifferenzierten Flügelanlage bei epimorphen Pterygoten die Charakterisierung der Klasse der Insecta pterygota durch ein neues einheitliches Merkmal eine schärfere Fassung gegenüber den stets flügellosen Apterygogenea (Insecta apterygota), vgl. S. 627, 628.

34) Die Flügelmechanik knüpft im tergalen Bezirke an die Ursprungsstellen zahlreicher dorsoventraler Muskeln an, deren Zerlegung als eine Folgeerscheinung der Beinmechanik aufgefaßt werden muß; S. 475, 520, 527, 627; Bd. C, S. 746, 751, 789 unten, 797 f.

35) Sämtliche Flügelmuskeln (mit wenigen sehr unwesentlichen Ausnahmen) sind bereits im ersten Stadium ausgebildet und verändern sich nur noch hinsichtlich der Größe und geringer Lageverschiebungen; S. 626 f; Bd. C, S. 783, 806.

Entweder sind sie im ersten Stadium kräftiger ausgebildet und an den Vorgängen der Embryonalkinematik beteiligt, oder sie sind im ersten Stadium schwächer und als wirksame Beinmuskeln oder als Längsmuskeln dorsal-intersegmentaler Verbindung tätig.

36) Sämtliche dorsoventralen Flügelmuskeln sind im ersten Stadium zugleich Beinmuskeln; vgl. Bd. C, S. 792, 796.

37) Von der Beinbewegung völlig befreite dorsoventrale Flügelmuskeln, welche für die Imago beschrieben wurden, und welche in den übrigen Insektenordnungen zahlreich vertreten sind, treten im Mesothorax der Imago auf, wo sie ein rudimentäres Verhalten zeigen; S. 475; vgl. aber *III ldvm2*, S. 726.

38) Muskeln von atypischem Verhalten wurden im ersten Stadium der Grille als einem Vertreter der Orthoptera genuina nicht angetroffen. Die Muskeln sind sämtlich funktionsfähig, im Unterschiede von andern Ordnungen hemimetaboler Insekten, z. B. der Ephemeriden, wo die Flügelmuskeln während des Larvenlebens in histologisch atypischem Verhalten anscheinend untätig verharren; vgl. Bd. C, S. 745.

39) Die Frage nach der speziellen Homologie der Flügel und Tracheenkiemen, welche beide als tergale Faltenbildungen charakterisiert sind, bleibt unentschieden; sie erfordert eine Nachuntersuchung an Ephemeridenembryonen, deren Ziel die Feststellung der Natur der abdominalen Dorsoventralmuskeln ist. Vorerst erscheint eine Homologie der beiden Gebilde unwahrscheinlich; vgl. S. 635 f.

40) Halsschildseitenlappen und Flügel sind morphologisch ganz verschiedene Bildungen. Ersterer ist eine pleuraltergale Fortsatzbildung, letzterer eine intratergale Faltenbildung; vgl. S. 527, 633.

41) Die als »Pleura« bezeichnete, aus dem Episternum und dem Epimeron zusammengesetzte, starre *thoracale Seitenwand* entspricht nicht ganz einer einheitlichen pleuralen Region. Sie enthält im oberen *pleurotergalen* Teile Anteile der tergalen Region und ist nur im unteren eupleuralen Teile der völlig pleuralen abdominalen Flankenhaut homolog. Eine wie im Abdomen kenntliche Grenze zwischen tergaler und pleuraler Region ist im Thorax nicht vorhanden; vgl. S. 629.

42) Die topographisch einheitlich auftretenden tergalen Platten der beiden flügeltragenden Segmente einerseits, der Abdominalsegmente und des Prothorax anderseits entsprechen einander nicht völlig; erstere bestehen nur aus einem — dem eutergalen — Teilbezirke der tergalen Region, letztere repräsentieren die vollständige — eutergale und pleurotergale — tergale Region; vgl. S. 630f.

43) *Das Stigma* kommt infolge der Rückbildung des segmentalen epimeralen Bezirks nach hinten zu liegen; es gehört dem Segmente an, hinter welchem es liegt; vgl. S. 611f; Bd. C, S. 788.

44) *Die Region der Halshaut*, der sogenannte »Microthorax«, bestätigt sich als *das Kopfsegment der zweiten Maxille*, trotzdem die Vollständigkeit des »Muskelsegments« (VERHOEFF, BÖRNER) durch die Befunde am ersten Stadium erhöht worden ist. Der episternale Bezirk des Segmentes ist in den Segmentkomplex der Kopfkapsel aufgegangen, während der hintere epimerale Bezirk der intersegmentalen Verbindung dient; vgl. S. 575f. und Anm. 15, S. 680.

45) *Die Beine und Flügel* zeigen in ihren Stellungen in den sternalen, bzw. tergalen Seitenteilen durchaus *Analoges*. Beide beanspruchen den Raum zwischen den beiden Kategorien der Dorsoventralmuskeln. Während aber die dorsale Längsmuskulatur des tergalen Seitenbezirks nur in den Thoracalsegmenten fehlt, bleibt sternal eine ihr analoge laterale Längsmuskulatur völlig aus; dieser letztere Umstand scheint durch das primäre Auftreten von Abdominalbeinen entwicklungsgeschichtlich bedingt; vgl. S. 595, 607; Bd. C, S. 740, 774.

46) *Die Parasternalplatte* in der abdominalen Flankenregion enthält pleurale Anteile; in ihrer Stellung und Muskelversorgung bietet sie auffällige Analogien zu den Beinen; Bd. C, S. 702, 777.

Kinematisches.

47) Für die Auffassung von der *kinematischen Natur der Gliederung des Chitinskelettes* ist die vorliegende Untersuchung ein einziger Beweis[1].

[1] Vgl. hierzu außer meiner Arbeit in Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXVIII,

48) Durch den Vergleich der wechselnden Stärken und des Ansatzverhaltens der Muskeln in beiden Stadien ist ein Einblick in die kinematischen Bedingungen möglich; Bd. C, S. 598.

49) Es muß zwischen segmentaler und intersegmentaler Kinematik unterschieden werden. Die segmentale Kinematik herrscht in den nachembryonalen Stadien vor, die intersegmentale besonders im Übergangszustande des ersten Stadiums.

50) Die intersegmentale Kinematik ist mit einer bedeutenden Entwicklung der intersegmentalen Muskulatur nach Zahl- und Stärkeverhältnissen im ersten Stadium verbunden. Sie wird unterschieden u. a. in eine Embryonalkinematik und in die Kinematik bei den Häutungsvorgängen der nachembryonalen Metamorphose. Erstere stellt ganz besondere Ansprüche an die Zahl und Massenentwicklung abdominaler dorsoventraler und intersegmentaler Muskeln. Letztere ist der Embryonalkinematik gegenüber durch Fortfall und durch eine allgemeine Abschwächung in den Stärkeverhältnissen solcher Muskeln, durch Erhöhung der Stetigkeit der intersegmentalen Beziehungen infolge Zunahme des gekreuzten Faserverlaufs innerhalb der Längsmuskulatur und durch entsprechende Lageverschiebungen gekennzeichnet; vgl. S. 522, 532, 577; 640; S. 592f.

51) Die »Embryonalkinematik des Schlüpfens aus dem Ei und aus der ersten Larvenhaut« enthält einen Befreiungs- und einen Sicherungsmechanismus.

52) Mit dem Mechanismus der Nackenblase, der bedeutendsten Erscheinung in der Embryonalkinematik, tritt im Übergangszustande des ersten Stadiums eine eigne Muskulatur auf, welche danach völlig zugrunde geht. Es wurde ein Einblick in den Mechanismus der Nackenblase möglich, d. h. in den Befreiungsmechanismus, welcher hauptsächlich auf dem Antagonismus der dorsalen Längsmuskulatur im zweiten Maxillensegment mit der medialen Dorsoventralmuskulatur im Abdomen beruht; vgl. S. 639 und Vortrag Basel 1911, S. 290 a.

53) Die nachembryonale Erhöhung der segmentalen Kinematik bezieht sich auf die Bewegung der Beine und der Flügel. Sie äußert sich durch Lageverschiebungen und durch die Zunahme der Stärkeverhältnisse, weniger der Zahlen innerhalb der Flügelmuskulatur und in der sternalen Beinmuskulatur.

1904/05 und der Arbeit B. Dürken's (Ephemeriden) Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXXVII, 1907, dessen Aufsatz im Zoolog. Anzeiger Bd. XXXIV, 1909, in welchem in zutreffender Stellungnahme gegen Börner u. a. diese Auffassung dargelegt ist.

54) Es wurde eine Anzahl von Muskeln gefunden, deren augenscheinliche Bestimmung es ist, als Muskeln des Sicherungsmechanismus während der kinematischen Vorgänge im Übergangszustande des ersten Stadiums bestimmte Teile in Lage und Form zu bringen und zu erhalten, d. h. eine Normallage der Teile, den Normalzustand des Tieres herzustellen und zu sichern; es sind Muskeln, welche vom ersten Stadium ab schwächer werden; vgl. S. 645 und Vortrag Basel, S. 292 b.

55) In stark und vielseitig bewegten Bezirken, wie in der Nackenhaut und im vorderen Abdomen, tritt die einfach-intersegmentale Muskulatur gegenüber einer lang- und doppelt-intersegmentalen Muskulatur (Brückenmuskeln) zurück. Diesem Prinzip fallen infolge zunehmender Ausgiebigkeit — nicht aber Intensität — der intersegmentalen Kinematik noch innerhalb des ersten Stadiums einige dorsale Längsmuskeln der Halshaut und im Prothorax zum Opfer; S. 511, 569; S. 505, 522, 532, 564, 571, 593; Bd. C, S. 739f.

56) Dadurch, daß im Verlaufe der nachembryonalen Metamorphose eine Verstärkung der sternalen Beinmuskulatur und eine sternale Verschiebung des epimeralen langen Seitenmuskels eintritt, werden die dorsoventralen Flügelmuskeln von der Beinbewegung entlastet. Hierdurch wird die Unabhängigkeit der Flügelmechanik nachembryonal gesteigert; vgl. S. 618 und 1905, S. 687.

57) Die tergale Unabhängigkeit der Flügelmechanik von der intersegmentalen Muskulatur wird in den flügeltragenden Segmenten durch die Ausbildung von Präsegmentallamellen gewährleistet, deren Ausbildung bereits im ersten Stadium, wenn auch noch nicht beendet, so doch schon weit gediehen ist; 1905, S. 413f.

58) In den Thoracalsegmenten ist gegenüber den Abdominalsegmenten die segmentale Kinematik besonders betont. Die segmentale Kinematik der Flügel- und Beinmechanik, welche primär an die Muskeln des episternalen Bezirks anknüpft, bedingt die Ausgestaltung der Pleuralleiste und die Sonderung des episternalen Bezirks vom epimeralen innerhalb der thoracalen Seitenwand. Infolge der Ausgestaltung vorwiegend des episternalen Bezirks durch die segmentale Kinematik tritt die Bedeutung des epimeralen Bezirks für diese zurück. Dagegen knüpfen an letzteren in der Sternalregion vorwiegend die intersegmentalen Bewegungsvorgänge an. Das Vorwiegen des einen oder andern kinematischen Prinzips bedingt in den einzelnen Thoracalsegmenten und in der Halshaut topographisch

die Entfaltung der betreffenden Bezirke (u. a. S. 521, 575; 1905, S. 439 und im Vortrag Basel 1911, S. 285 b und S. 287 e.)

Die intersegmentalen Erscheinungen machen sich gemäß der Aufeinanderfolge der Segmente in der Richtung nach vorn in erhöhter Form geltend. Daher kommt es im Prothorax zu selbständigerer Ausgestaltung des Bereichs der unpaaren Apophyse in Gestalt des Sternellum, welches in rotatorisch gesteigerter Form im Kehlhautplattenbezirke des zweiten Maxillensegmentes wiederkehrt (vgl. Anmerkung 16, S. 680).

Erklärung der Abbildungen.

Verzeichnis der allgemein gültigen Abkürzungen und Bezeichnungen (vgl. auch 1905).

Chitinskelet und andre Organsysteme außer der Muskulatur.

a1, vordere Tergalgelenkplatte, *a2*, mittlere Tergalgelenkplatte, *a3*, hintere Tergalgelenkplatte } im Meso- und Metathorax;

a, bedeutet am Coxalrand den Vorderwinkel;

a, im Segment der zweiten Maxille, in der Halshaut, die hintere Kehlhautplatte;

a, in der Verbindung mit römischen Ziffern als *Ia*, *IIa*, *IIIa* usw. bedeutet erstes, zweites, drittes usw. Abdominalsegment;

a, im Abdomen die Intersegmentalfalte zwischen erstem Abdominalsegment und Metathorax;

ak, Analgelenkkopf;

ap, Apodem;

b, b_1, Mittelgelenkstück des Flügels;

b, eine Falte im vorderen Abdomen;

b bedeutet am Coxalrand den Hinterwinkel;

bo, Borste;

C, Kopf;

c, am Coxalrand = äußerer Seitenwinkel und Hüftgelenk, Coxalgelenk;

c, am Unterende der Pleuralleiste *lp* = Hüftgelenkkopf;

c, in der Halshaut = Nackenhautplättchen;

c, im Abdomen Seitenfalte im zweiten Abdominalsegment;

c_1 u. c_2, Analwurzelplatten des Flügelgelenkes;

Cbr, *gl*, Cerebralganglion, Gehirn;

ch, Chitinplättchen in der Seitenfurche des Abdomens (= *mp* 1905);

ch1, Chitinsehnenplättchen an der Präsegmentallamelle;

chs, chordotonaler Strang;

ck, am unteren Ende der Pleurallamelle = Hüftgelenkkopf (= *c*);

Com, Commissur;

cp, Trochantin, Präcoxalplatte;
cst, Coxosternum;
cx, Coxa, Hüfte mit *a*, *b*, *c*, *d*;
cxr, Coxalrand, Hüftrand;
D, Darm;
d, am Coxalrand der Innenwinkel;
d, in der Halshaut eine Nackenhautplatte;
dk, Kern einer Dotterzelle;
dor, Dotterreste;
doz, Dotterzellen, Vitellophagen;
dr, Drüsen und deren Gänge;
dt1, der abgeflachte Teil des tergalen paarigen Seitenfeldes;
ed, Entodorsum, endotergale Leiste;
ep, Episternalgelenkplatte;
est, Sternellum, epimerales Sternit; *Oest*, Cephalosternellum; *Iest*, Prosternellum; usw in *I* und *II* mit *ua*;
Fa, im Kopfe Facettenaugen;
fa, Falte;
fl, Flügel oder die Duplikatur der Flügelanlage;
fla, Flügelanlage;
fk, die verschiedenartigen Gebilde des Fettkörpers;
fkz, große Fettkörperzellen;
frH, freier Hinterrand der Tergite;
frHh, freier Hinterrand des Halsschildes;
ggl, Ganglion;
hs, Duplikatur des Halsschildseitenlappens;
hy, *hyp*, Hypodermis;
i, in der Halshaut die vordere Kehlhautplatte;
isfa, Intersegmentalfalte;
Km, Kaumagen;
krm, krümelige Elemente;
L_1, eine gedachte Linie von morphologischer Bedeutung, welche in der tergalen Region den eutergalen Bezirk vom pleurotergalen *plt* trennt und die Ansatzstelle des Flügels kennzeichnet;
L_2, eine gedachte Linie von morphologischer Bedeutung, welche die Grenze der tergalen Region gegen die pleurale angibt;
lp, Pleurallamelle und Pleuralleiste;
ls, seitliche Längsfurche in der abdominalen Flankenhaut;
mp (1904), = *ch*;
ms, Sehne des Mandibularmuskels, des Kaumuskels;
mx1, Segment bzw. Extremität der ersten Maxille;
mx2, Segment bzw. Extremität der zweiten Maxille, auch *2Mx*;
N, *n*, Elemente des Nervensystems;
ocr, Occipitalring, Hinterhauptsring;
Oen, Oenocyten;
p1 u. *p2*, vordere und hintere Epimeralgelenkplatten;
pa, paarige Apophyse, Gabelapophyse;
ph, Phragma; *ph1*, *ph2*, *ph3*, Proterophragma, Deutophragma, Tritophragma;

pk, Pleuralgelenkkopf der Pleuralleiste;
pl_1, Episternum;
pl_2, Epimeron;
pl, Pleuralplatte im Abdomen und in allen Segmenten überhaupt = pleurale Region, im Thorax auch = thoracale Seitenwand ohne morphologische Beziehung;
plf, Pleuralfurche;
plh (auch *ph*), Flankenhaut;
plt, pleurotergaler Bezirk der tergalen Region;
pst, Parasternum, Parasternalplatte im Abdomen;
R, vR, hR, vorderer bzw. hinterer Nackenraum;
sb, Analraife des XI. Abdominalsegmentes; *Cercus*, Schwanz»borste«;
sp, intersegmentale Chitinspange zwischen erstem und zweitem Abdominalsegment;
spdr, Speicheldrüsen und deren Gänge;
sr, Reservoir der Speicheldrüsen;
st, Sternit, Bauchplatte; *Ost*, Cephalosternum = Kehlhaut, *Ist*, Prosternum, *IIst* und *IIIst*, Meso- und Metasternum;
std, Stigmendeckel;
sti, Stigma;
t, Tergit, Rückenplatte; auch als tergale Region, speziell als eutergaler Bezirk derselben; *Ot*, Cephalonotum = Nackenhaut; *It*, Pronotum; *IIt* und *IIIt*, Meso- und Metanotum;
auch speziell als unpaares tergales Mittelfeld;
t_1, paariges tergales Seitenfeld, insbesondere der gewölbte Teil desselben, vgl. dt_1;
$t + t_1$, Scutum;
t_2, Präscutum;
ta, Tergalfortsatz der Analgelenkplatte *d2*, mit Sporn *s* im Metathorax;
th, Tergalhebel im Flügelgelenk;
tp, Postscutum;
tr, Tracheen;
tro, Trochanter, Schenkelring;
Ttr, Tentorium;
tv, Präsegmentallamelle;
ua, unpaare Apophyse, im epimeralen Sternit, Sternellum;
us, Unterschlundganglion;
vd, *vas dorsale*, Rückengefäß;
O, Segment der zweiten Maxille = der Hinterhauptsbezirk mit Tentorium und die Halshaut;
I, Prothorax;
II, Mesothorax;
III, Metathorax;
Ia, *IIa*, *IIIa*, *IVa* usw. bezeichnen die Hinterleibssegmente: Erstes Hinterleibssegment usw.

Muskulatur:

bm, sternale Beinmuskulatur;
bsm18, ein unterbrochener Seitenmuskel;
Cm, Transversalmuskeln des Hinterhauptes;

Cpm, m. capitis, Kopfmuskeln;
cxm, Hüftmuskeln;
dm, eigne, nicht thoracale Specialmuskeln des Darmes;
dlm, idlm, dorsale Längsmuskeln;
dvm, mediale Dorsoventralmuskeln;
edvm, mediale Dorsoventralmuskeln (*dvm*) im Abdomen, als Muskeln der Embryonalkinematik;
idlm u. *ivlm,* doppelt und mehrfach intersegmentale dorsale bzw. ventrale Längsmuskeln;
idvm u. *ism,* intersegmentale mediale Dorsoventralmuskeln, erstere in der Richtung tergal-vorn nach ventral-hinten, letztere in der Richtung sternal-vorn nach tergal-hinten;
ipm, intersegmentale Flankenmuskeln im Abdomen;
im, thoracaler Muskel zum Darm;
ldvm, laterale, seitliche Dorsoventralmuskeln = dorsoventrale oder lange Seiten- oder Flankenmuskeln;
ltm16, ein unterbrochener Seitenmuskel;
mm, unbestimmte Muskelmassen;
pm, Pleuralmuskeln: unterbrochene tergalpleurale und sternalpleurale Seiten- oder Flankenmuskeln im Thorax und Abdomen, ferner intratergale Muskeln im Thorax;
rm, Transversalmuskeln, Quermuskeln im Abdomen;
srm8, ein sternaler Muskel;
stim, kurzer spezieller Stigmenmuskel;
stm, langer sternalpleuraler Flankenmuskel des Stigma;
tim, mesothoracaler Befestigungsmuskel des Darmes;
Tm, Transversalmuskulatur des Tentorium;
Ttrm, Kopfmuskulatur des Tentorium;
vdm, Rückengefäßmuskel;
vlm, ivlm, ventrale Längsmuskeln;
Zm, Apophysenmuskel (Zwischenmuskel zwischen Apodem *ap* und Apophyse *pa*).

Tafel XXV—XXVII.

Die allgemeinen Vorbemerkungen zu den Schemata I—VI sind in Bd. C von S. 830 ab einzusehen.

Fig. 39. Schema III. Die kinematischen Vorgänge innerhalb der Muskulatur der Abdominalsegmente während der nachembryonalen Metamorphose.

(Schematische Darstellung der linken Körperhälfte im Übergangszustande des Stadium 1 in der Ansicht von innen.)

Das Schema kennzeichnet — wenn man die beiden schematischen Darstellungen von den morphologischen Verhältnissen des Übergangszustandes des Stadium 1, Schema I, mit der Imago, Schema V vergleicht — die Veränderungen in den Stärkeverhältnissen der Muskeln zwischen dem Embryonalstadium einerseits, der Imago anderseits. Die Einzelheiten der Darstellung hinsichtlich Skelet und Muskulatur und hinsichtlich der Bezeichnungsart sind die gleichen wie im Schema I.

Die Farbenunterschiede beziehen sich nur auf die Stärkeverhältnisse der Muskeln und lassen jede morphologische Beziehung unberücksichtigt. Von den Farben bezeichnen

orange: Muskeln, welche im ersten Stadium zugrunde gehen, d. i. die mediale Dorsoventralmuskulatur *edvm*;

braun: Muskeln, welche während der nachembryonalen Metamorphose an Stärke abnehmen, d. i. ein Teil der langen dorsoventralen Seitenmuskeln *ldvm* und der kurzen unterbrochenen Seitenmuskeln *pm*, *pstm6*, *stm*;

blau: Muskeln, welche während der nachembryonalen Metamorphose an Stärke zunehmen, d. i. ein Teil der kurzen unterbrochenen Flankenmuskeln *pm* und der ventralen Längsmuskeln *vlm*;

rot: alle übrigen Muskeln, welche — gleichviel welcher Kategorie sie angehören mögen — während der nachembryonalen Metamorphose eine relativ gleiche Stärke besitzen oder bei welchen die relativen Größenunterschiede so gering sind, daß sie sich nach der befolgten Methode nicht nachweisen ließen (vgl. Bd. C, S. 620).

Das Schema veranschaulicht im wesentlichen, daß die gesamte mediale Dorsoventralmuskulatur des Abdomen, welche im Antagonismus mit der Muskulatur der Halshaut den Embryo aus der Eischale und aus der ersten Larvenhaut befreit, als Muskulatur der Embryonalkinematik völlig zu grunde geht, indem von dieser Kategorie im Abdomen nur der metathoracale intersegmentale Dorsoventralmuskel *IIIism* besteht; Bd. C, S. 693, 744. Desgleichen nimmt auch die laterale Dorsoventralmuskulatur *ldvm* beträchtlich, in geringerem Grade auch ein Teil der unterbrochenen Flankenmuskulatur an Stärke ab; Bd. C, S. 704. Gegenüber dem Nachlassen der auf die Embryonalkinematik bezüglichen segmentalen Bewegungserscheinungen im Abdomen wird ein andrer Teil der unterbrochenen Flankenmuskulatur durch die Atmungserscheinungen in Anspruch genommen und zum Teil beträchtlich verstärkt; die hierauf bezüglichen blauen Linien der *pm*-Muskulatur veranschaulichen die Zunahme der segmentalen Kinematik der Respiration (vgl. S. 619 f.).

Die intersegmentalen Beziehungen der Abdominalsegmente (*dlm* u. *vlm*, rot) bleiben sich im wesentlichen in beiden Stadien gleich; immerhin deuten die blauen Linien der *vlm1* und *ipm5* eine gewisse Verstärkung derselben an.

Fig. 40. Schema V. Die morphologischen Verhältnisse innerhalb der Muskulatur der vorderen Abdominalsegmente in der Imago.

(Schematische Darstellung der linken Körperhälfte in der Ansicht von innen.)

Das Schema ist ein Ersatz des 1905 gegebenen Schema I zu S. 375, gemäß der neuen Befunde. Entsprechend S. 635 ff. würden auch in den Darstellungen Dürkens für Ephemeriden auf den Taf. XXIV und XXVI der Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LXXXVII, die dorsoventral verlaufenden Muskeln im Abdomen als laterale *ldvm* Dorsoventralmuskeln zu bezeichnen sein. Das vorliegende Schema für die Imago kann nunmehr mit dem für das erste Stadium gegebenen Schema I unmittelbar verglichen werden, wobei der Fortfall der medialen Dorsoventralmuskulatur und die Veränderungen im tergalen Abdomen auffallen. Hierzu gehören die Abbildungen 35 und 36 auf Taf. XXVI f., Bd. C. Hinsichtlich der Farben und der Bezeichnungsart gelten die für das Schema I gemachten Angaben.

Fig. 41. **Schema IV. Die kinematischen Vorgänge innerhalb der Muskulatur der Thoracalsegmente und im Segment der zweiten Maxille. der Halshaut während der nachembryonalen Metamorphose.**

(Schematische Darstellung der linken Körperhälfte im Übergangszustande des Stadiums 1 in der Ansicht von innen.)

Das Schema kennzeichnet wie Schema III bei einem Vergleich der Schemata II und VI untereinander die Veränderungen in den Stärkeverhältnissen der Muskeln zwischen dem Embryonalstadium einerseits und der Imago anderseits.

Die Einzelheiten der Darstellung hinsichtlich Skelet und Muskulatur sowie die Bezeichnungsart sind die gleichen wie im Schema II für das Stadium 1. Hinsichtlich der Farbenanwendung gilt gleiches wie im vorigen Schema III für das Stadium 1. Von den Farben bezeichnen:

orange: Muskeln. welche im ersten Stadium zugrunde gehen, d. i. die mediale Dorsoventralmuskulatur *(dvm* des Abdomen. die meisten dorsalen Längsmuskeln der Nackenregion *Odlm*. ein ventraler Längsmuskel *Ivlm*) im Prothorax, die Transversalmuskulatur des Hinterhauptes *Cm* und *Tm*, sämtlich als Muskeln der Embryonalkinematik (vgl. S. 639).

braun: Muskeln. welche während der nachembryonalen Metamorphose an Stärke abnehmen, d. i. ein Teil der dorsalen und ventralen Längsmuskulatur *dlm* bzw. *vlm*. intersegmentale Dorsoventralmuskeln *ism*, *idvm*, ein Teil der unterbrochenen Seitenmuskeln bzw. der intratergalen Muskeln *pm*. *ltm*, der Beinmuskeln *IIbm7*;

blau: Muskeln. welche während der nachembryonalen Metamorphose an Stärke zunehmen, d. i. ein Teil der unterbrochenen Seitenmuskeln *pm*, der seitlichen *ldvm* und inneren *dvm*. *ism* Dorsoventralmuskulatur nebst dorsalen Längsmuskeln *dlm* (vgl. hierzu die atypischen Dorsoventralmuskeln der Ephemeridenlarven bei Dürken 1907. Taf. XXV. Fig. 1 u. 2. in Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. LXXXVII). ferner ein Teil der sternalen Beinmuskeln *bm*;

rot: Alle übrigen Muskeln wie im vorigen Schema III.

Innerhalb der dorsoventral verlaufenden Muskulatur der medialen *dvm* und der lateralen *ldvm* tritt der Gegensatz zwischen den unveränderlichen Beinmuskeln (rote Linien). welche als Stamm-Muskulatur von primärer Bedeutung erscheint (vgl. S. 000) einerseits und der als Flügelmuskulatur an Stärke zunehmenden Nebenmuskulatur der Beine. d. h. Beinmuskeln von sekundärer Bedeutung (blaue Linien). anderseits deutlich hervor (vgl. hierzu u. a. Bd. C. S. 767 und u. a. S. 662. Nr. 56 und die dort citierten Stellen).

Die vergängliche Muskulatur (orange) veranschaulicht — unter Hinzuziehung des vorigen Schema III. ferner der Fig. 43 nebst der dort genannten Frontalschnitte — den Antagonismus innerhalb der kinematischen Vorgänge zwischen der vorderen Thoracalregion einerseits und dem Abdomen anderseits, d. i. den Befreiungsmechanismus der Embryonalkinematik mit den für diesen speziell charakteristischen Muskeln. welche bei den Vorgängen des Schlüpfens aus dem Ei und aus der ersten Larvenhaut vorwiegend tätig sind.

Die Gesamtheit der braunen Linien bezeichnet allgemein jene Bezirke, in welchen die Bewegungserscheinungen während der nachembryonalen Metamorphose schwächer werden. Diese Abschwächung ist charakteristisch für die intersegmentalen Beziehungen zwischen den Segmenten im Thorax und für die seg-

mentale Kinematik im Abdomen. Hiermit läßt sich der allgemeine Rückgang der Beweglichkeit — auch der rotatorischen — zwischen den beiden flügeltragenden Segmenten während des Larvenlebens, (vgl. S. 622), ferner auch die dorsale Einbeziehung des ersten Abdominalsegmentes zum Metathorax (S. 620) erläutern.

Durch eine Stärkezunahme der Muskulatur endlich werden hauptsächlich betroffen: Die segmentale Kinematik des Thorax, d. h. die Flügelbewegung und die von ihr sich unabhängig machende, sich für sich selbst innerhalb der sternalen Muskulatur verstärkende Beinbewegung (Nr. 56, S. 662). Die intersegmentale rotatorische Kinematik der Halshaut, in welcher nach vollzogener Befreiung des Tieres aus den Embryonalhüllen die mit der dorsalen Längsmuskulatur und mit der Transversalmuskulatur verknüpften nicht-rotatorischen intersegmentalen Bewegungsvorgänge durch Fortfall der Embryonalkinematik bedeutend eingeschränkt werden (vgl. S. 575 ff.); die Stärkezunahme erstreckt sich dabei auf die beiden Antagonisten eines Muskelpaares in kinematischem Sinne in gleicher Weise z. B. auf *Odvm2a 1* + *2* und *Oism* usw.

Fig. 42. Schema VI. Die morphologischen Verhältnisse innerhalb der Muskulatur der Thoracalsegmente und im Segment der zweiten Maxille, der Halshaut in der Imago.

(Schematische Darstellung der linken Körperhälfte in der Ansicht von innen.)

Das Schema ist ein Ersatz des 1905 gegebenen Schema II zu Seite 456 gemäß der neuen Befunde. Die Verschiebung der Skeletstücke zueinander ist (gegenüber 1905) besonders im pleurotergalen Bezirk *plt* etwas geändert. Es lehnt sich den natürlichen Verhältnissen mehr an als das 1905 gegebene; vgl. hierzu 1905, Taf. XV, Fig. 2 und überhaupt die Abbildungen der Taf. XV und XVI. Man vergleiche auch hierzu die Muskulatur der Ephemeriden, Dürken 1907, Taf. XXV, in welcher die innere, mediale Dorsoventralmuskulatur den neuen Anschauungen gemäß nunmehr durch die gelbe Farbe zu kennzeichnen wäre.

Das vorliegende Schema für die Imago kann mit dem für das erste Stadium gegebenen Schema II unmittelbar verglichen werden. Hinsichtlich der Farbentöne und der Bezeichnungsart gelten die für die Schemata I und II gemachten Angaben; auch gelten in gleicher Weise die dortigen Erläuterungen in morphologischer Hinsicht. Folgendes mag besonders betont sein: Mit der Zerlegung des tergalen Bezirkes im imaginalen Skelet sind Verschiebungen in den tergalen Ansatzstellen der Muskulatur eingetreten. Die Zerlegung der Skelettes ist in dem oberen pleurotergalen Bezirk *plt* im Bereich der Flügelduplikatur *fl* aufgetreten; von den entstandenen Flügelgelenkstücken, abgesehen von *c1* u. *2* in *II*, sind nur solche dargestellt, welche nicht als Duplikaturen auftreten, d. i. die Tergalgelenkplatten und die Pleuralgelenkplatten; der Beginn der Duplikatur einschließlich des nicht dargestellten Mittelgelenkstückes *b1* (vgl. 1904, S. 314 u. a.) ist durch den Verlauf der Linie *L1* innerhalb des Gelenkbereiches gekennzeichnet. Man erkennt in Übereinstimmung mit dem Schema II die im tergalen Bezirk hoch gelegene Anheftung des Flügels (vgl. den Thorax u. das Abdomen) und die Verteilung der medialen inneren Dorsoventralmuskulatur *dvm* medial oberhalb an der Innenseite, — der lateralen, äußeren Dorsoventralmuskulatur *ldvm* lateral unterhalb an der Außenseite der Flügelbasis. — Die mediale Dorsoventralmuskulatur (gelb), welche im Abdomen fehlt, ist besonders auffallend in der Hals-

haut hochdifferenziert, während die laterale Dorsoventralmuskulatur mit der unterbrochenen Seitenmuskulatur in der Halshaut fehlt. Im Thorax sind alle genannten Kategorien vorhanden und vielfach differenziert. Die unterbrochenen Flankenmuskeln und die intratergalen Muskeln (beide carminrot) sind im tergalen Bezirk gemäß ihres Ansatzverhaltens zu unterscheiden: die tergalpleurale Muskulatur *pm* kommt aus der pleuralen Region und endet tergal unterhalb der Flügelduplikatur, die intratergale — völlig innerhalb des pleurotergalen Bezirks zwischen den Linien *L1* und *L2* gelegen — setzt über die Flügelduplikatur hinweg.

Tafel XXVIII.

Fig. 43. Der Embryo von *Gryllus domesticus*, unmittelbar vor Beendigung der Embryonalperiode, noch innerhalb der Eischale *Ei* und zum Schlüpfen bereit. Seitliche Totalansicht, die Muskeln durchscheinend gedacht.

Schematische Darstellung — im Anschluß an die Naturaufnahme 1905, Textfig. 8, S. 455 — zur Kenntnis des »embryonalen Mechanismus zum Schlüpfen aus dem Ei und aus der ersten Larvenhaut«. In den Embryo sind alle für die Embryonalkinematik, den Befreiungsmechanismus und den Sicherungsmechanismus (S. 639), nachweisbar in Betracht kommenden Muskeln eingetragen; und zwar in den Farben der morphologischen Darstellung (vgl. Schema I u. II, Taf. XXVII f.) mit Ausnahme der vergänglichen Embryonalmuskulatur (orange, vgl. Schema III u. IV, Taf. XXV f.), welche im Übergangszustande des Stadium 1 völlig zugrunde geht. Die meisten der dargestellten Muskeln sind bei Außenansicht eines Embryo auch bei durchfallendem Licht natürlich nicht zu sehen. Vergrößerung vgl. S. 676.

Es sind alle jene Muskeln eingetragen, welche in den kinematischen schematischen Darstellungen III und IV, Taf. XXV f., durch orange und braune Färbung gekennzeichnet sind, mit Ausnahme der abdominalen »braunen« Muskeln, welche der Übersichtlichkeit halber in der Darstellung fortgelassen wurden. Außerdem einige (»rote«) Muskeln, welche zwar nicht schwächer werden, deren Beteiligung am Embryonalmechanismus jedoch aus ihrer vorzeitig kräftigen Ausbildung hervorgeht, z. B. *II* und *III pm12* (70, 71; 106).

Hinsichtlich der Darstellung des Skelettes ist folgendes zu bemerken: Die einzelnen Segmente sind als solche zu unterscheiden, die 1904 mit *R* bezeichnete Region ist als gedehnte Nackenhaut das Tergit des zweiten Maxillensegmentes; die zugehörigen Extremitäten der Thoracalsegmente *EI*, *EII*, *EIII* sind ventral in starken Umrissen angedeutet; ebenso die Seitenränder der thoracalen Tergite, d. h. die Flügelduplikaturen im Mesothorax und Metathorax. Eine geknotete Linie *v. Gr.* bedeutet die ventrale Grenze des Tieres, die Bauchlinie, den Verlauf der sternalen Platten. Man sieht dieselbe nach vorn zu aufsteigen und am Hinterhaupt enden; nach dem Verlauf dieser Linie ist der durch die Kompression des Abdomen hervorgerufene Blutstrom in seinem Verlauf nach vorn und oben zu beurteilen. Zwischen den tergalen *t* und sternalen *st* Seitenrändern im Abdomen befindet sich die stigmentragende Flankenhaut *plh* mit der unterhalb der Stigmen andeutungsweise eingetragenen Flankenfurche *ls*.

Die Strichlinie *L2* im seitlichen Thorax bezeichnet den übrigen Darstellungen entsprechend die Grenze zwischen tergaler und pleuraler Region, welche im Abdomen mit dem Seitenrand des Tergit zusammenfällt, in den flügeltragenden Segmenten weit unterhalb der Flügelduplikatur, im Prothorax an der Basis der

Duplikatur des Halsschildseitenlappens, in der Halshaut als Grenze zwischen tergaler und sternaler Region verläuft. Die sternalen Apophysen sind im Thorax meist nur angedeutet, die Pleurallamellen *lp* eingezeichnet. Der punktierte Streifen *ocr* am Hinterhaupte bedeutet den Hinterhauptsring; das von ihm ausgehende quere Tentorium *Tr* ist durch eine doppelt schraffierte ovale Fläche angedeutet.

Hinsichtlich der Muskulatur ist folgendes zu beachten (vgl. auch bereits vorher): Die Anordnung dorsoventraler, pleuraler und längslaufender Muskeln entspricht den genannten schematischen Darstellungen; dieselben geben, wie das vorliegende Schema, die Muskulatur der linken Symmetriehälfte wieder. Die Muskulatur des hinteren Abdomen entspricht der Abbildung 17*a* der Frontalschnittserie Nr. 9, Bd. C, S. 613 und Taf. XXII, welche die Massenentwicklung dieser Muskulatur und die segmentalen Oenocytenhaufen zeigt. Das achte Abdominalsegment enthält in typischer Ausgestaltung das letzte, bereits etwas schwächere Muskelpaar, vgl. im übrigen die Erläuterung zur Fig. 17*a*. Die Lage des *IXa dvm* ist nur angedeutet. Die antagonistische vergängliche (orange) Muskulatur der vorderen Körperregionen kommt auf vorliegendem Schema nicht recht zur Geltung: der in vorliegendem Schema perspektivisch verkürzte prothoracale ventrale Längsmuskel *I vlm*♀ (126) wird durch den genannten Frontalschnitt *17a* ergänzt, dessen ungefähre Lage im Schema durch die mit *17a* bezeichneten Pfeile angedeutet ist. Die dorsale Längsmuskulatur kann durch Hinzunahme der Frontalschnitte 3—5 (Taf. XIX) und durch die Frontalschnitte Fig. 7—9 für *Odlm5b* (166) veranschaulicht werden, deren Richtung im vorderen Körperteil der mit 7—9 bezeichnete Pfeil bezeichnet. Die mächtig entwickelte Transversalmuskulatur des Hinterhauptes *Cm* und des Tentorium *Tm* ist in vorliegendem Schema nur im optischen Querschnitte an dem punktierten Streifen, welcher den Hinterhauptsring *ocr* darstellt, eingetragen. Die Veranschaulichung auch dieser Muskulatur wird durch ergänzende Hinzunahme der Frontalschnittserie Fig. 2—4 — diese stellt zugleich die Spezialmuskulatur der Nackenblase *Odlm Ox* und *Oy* (165) dar — für die *Cm*-Gruppe, der Fig. 10 für die *Tm*-Gruppe (diese ist in der vorliegenden Serie 9 durch Verletzung und unvollständige Regeneration nur einseitig und unvollständig entwickelt, S. 614, Bd. C), ganz besonders aber durch die Hinzunahme der Querschnittserie ermöglicht. Von letzterer kommen besonders die Textfiguren 49 u. 50 S. 545 f.), deren Schnittlage durch den mit *50* bezeichneten Pfeil gekennzeichnet ist, in Frage. Auch zur Veranschaulichung der übrigen Muskeln des Embryonalmechanismus vergleiche man die Querschnittserie, besonders die Textfig. 41—47 (S. 491 ff.) und 37—40 (S. 479) für die dorsalen Längsmuskeln, und Textfig. 11 u. 12 (Bd. C, S. 665 f.) für die Dorsoventralmuskeln des Abdomen. Über den gesamten Muskelapparat des Befreiungs- und Sicherungsmechanismus vgl. S. 639 ff. Mit Hilfe des ersteren werden unter Hervorstülpung der Nackenblase in der mit *O* (= *R*) *t* bezeichneten Nackenregion [vgl. hierzu HEYMONS 1895: Embryonalentw. d. Orth. u. Dermapt. Jena, Taf. VI, Fig. 44 u. 45 und 1896: Entwicklung u. Körperbau d. Odonaten u. Ephemeriden, Abh. der Kgl. Akad. d. Wiss. Berlin, Taf. I, Fig. 3, geschlüpfter Embryo von *Epitheca* und VOSSELER 1905, l. c., Bd. C, S. 622, Taf. XII, Fig. 6—8; 1908, S. 166, Textfig. *B*.] die beiden Embryonalhüllen der Eischale *Ei* und der ersten Larvenhaut, der feinen Chitinhaut des Übergangszustandes *Üst* des Stadium 1, gesprengt und die Cuticula des Normalzustandes des Stadium 1: *St1* wird unter Zuhilfenahme der Muskulatur des Sicherungsmechanismus frei; vgl. Anm. 13.

Tafel XXIX. Fig. 44—52.

Darstellung der morphologischen Auffassung vom Skelet und von der Muskulatur im Übergangszustande des Stadium 1 im Vergleich mit der Imago.

Verallgemeinerte schematische Darstellung an Querschnitten der Segmente vom vorderen Abdomen bis zur Halshaut, dem Segment der zweiten Maxille. Sämtlich in der Sicht vom caudalen Ende her gedacht.

Allgemeine Vorbemerkungen:

Zu allen Figuren vergleiche man besonders die schematischen Darstellungen Schema I—VI. Die Figuren fassen die Darstellungen für die in den Querschnittserien dargestellten Befunde schematisch zusammen, im einzelnen vgl. die Textfig. 1—52 und die Fig. 22—25 Bd. C, Taf. XXIV.

In den schwarz gezeichneten Umrissen des Skelettes kennzeichnet die braune Farbe in morphologischem Sinne die pleurale, d. h. die eu-pleurale Region.

Die festen Skeletteile sind durch stärkere Linien hervorgehoben; die dünnen Linien bedeuten weichhäutige Bezirke.

Punktiert und als Strichlinien, auch in einfachen nicht ausgefüllten Konturen sind alle jene Skeletteile gezeichnet, welche sich nicht in der gedachten Schnittebene des betreffenden Querschnittes befinden.

In der Muskulatur sind die Farbenunterschiede die gleichen, welche in der Darstellung allgemein durchgeführt wurden.

Gelb: Alle medialen Dorsoventralmuskeln *dvm*.

Orange: Alle Muskeln, welche als Muskeln der Embryonalkinematik nur dem Übergangszustand des ersten Stadiums eigentümlich sind, danach aber zugrunde gehen.

Carminrot: Die unterbrochenen Seitenmuskeln *pm* und die intratergalen Muskeln *pm*.

Hellrot sind alle übrigen Muskeln: die im Querschnitt getroffenen dorsalen *dlm*- und ventralen *vlm*-Längsmuskeln, die dorsoventralen Seitenmuskeln *ldvm*, die nicht vergänglichen Transversalmuskeln *rm*.

Die Muskeln sind entweder als einfache Linien oder mit doppelten Konturen dargestellt, in letzterem Falle irgendwie — durch gleichmäßigen Farbton, Längsstreifung oder quere Striche — ausgefüllt; oder sie sind im farbig ausgefüllten Querschnitt getroffen.

Ist der Umriß eines Muskels nicht ausgefüllt, so bedeutet das: der ehemals vorhandene Muskel ist zugrunde gegangen. Ist der nicht ausgefüllte Umriß eines Muskels als Strichlinie dargestellt, so bedeutet dies die theoretische Voraussetzung des Muskels an betreffender Stelle.

Für die Bezeichnungsart vergleiche die allgemeinen Angaben auf S. 663 ff.

Fig. 44. Querschnitt durch ein Abdominalsegment vom Typus des dritten und vierten im Übergangszustande des Stadium 1.

Links: Querschnitthälfte des vorderen Segmentbezirkes.

Rechts: Querschnitthälfte des hinteren Segmentbezirkes.

Die im Abdomen typisch entwickelte Flankenhaut *pl*(*plh*) trägt oberhalb der

Seitenfurche *ls* das Stigma *sti*, welches in beiden Hälften eingezeichnet wurde. Man beachte die langen und kurzen unterbrochenen Seitenmuskeln (vgl. Fig. 35, Taf. XXVIII, Bd. C), den durch *dlm5* charakterisierten pleurotergalen Teil mit der Andeutung der Flügelansatzstelle in den Thoracalsegmenten. Der *stm* charakterisiert — vom Stigma abgesehen — zugleich *pm2* und *pstm6*. Die Lage der Keimdrüsen *g* ist angedeutet. Vgl. Textfig. 1—9, Bd. C, S. 645 ff. und Taf. XXIV f., Fig. 22 usw.

Fig. 45. Querschnitt durch ein Abdominalsegment vom Typus des dritten und vierten in der Imago bzw. im Normalzustande des Stadium 1.

Beiderseits gleich: hinterer Segmentbezirk. Erläuterungen wie in Fig. 44. Die mediale Dorsoventralmuskulatur ist zugrunde gegangen, die dorsale Längsmuskulatur ist vereinheitlicht, die Keimdrüsen *g* sind in der Imago mächtig entwickelt; vgl. Bd. C, Textfig. 2—8, S. 647 ff. und Taf. XXV, Fig. 27.

Fig. 46. Querschnitt durch das erste Abdominalsegment im Übergangszustande des Stadium 1.

Links: Querschnitthälfte des hinteren Segmentbezirkes: In der Intersegmentalfalte zum zweiten Abdominalsegment, dessen Sternit bereits dargestellt ist, wird die Parasternalplatte *pst* in ihrer ganzen Breite getroffen.

Rechts: Querschnitthälfte des vorderen Segmentbezirkes: Die Parasternalplatte *pst* wird nur noch vorn gestreift. Die Flankenhaut ist weniger vorgewölbt und zeigt darin die Abhängigkeit ihrer Lage von der thoracalen Seitenwand. Die links sichtbaren *dlm 3* u. *4* sind hier noch nicht getroffen. Der intersegmentale *III ism* gehört zur Kategorie der medialen Dorsoventralmuskeln. Vgl. hierzu Bd. C die Textfig. 20—28, S. 675 ff. und Fig. 30, 35, 36, Taf. XXVI f.

Fig. 47. Querschnitt im vorderen, im episternalen Bezirk des Mesothorax und Metathorax.

(Kombination der beiden flügeltragenden Segmente.)

Links: Querschnitthälfte vom Übergangszustande des Stadium 1.

Rechts: Querschnitthälfte von der Imago.

Vgl. hierzu die Reihe der Textfig. 28—36, Bd. C, S. 711 ff.

Besonderheiten des Mesothorax sind das Coxosternum *cst* und die Muskeln desselben (nur rechts eingezeichnet!). Die Flügelanlage *fla* und der Flügel *fl* befinden sich an gleicher Stelle zwischen der tergalen Anheftung medialer Dorsoventralmuskeln *dvm* (gelb) einerseits, dorsoventraler Seitenmuskeln *ldvm* anderseits; und zwar im pleurotergalen Bezirk *plt*, welcher durch das Fehlen eines *dlm5*, dafür durch die besondere intratergale Muskulatur *pm9*, *11*, *12* usw. morphologisch gekennzeichnet ist. Auch das Verhalten der unterbrochenen Seitenmuskeln *pm5* und *pm7* (in der folgenden Figur) gibt Aufschluß über die Auffassung der thoracalen Seitenwand *pl1* (*pl2*) als eine Vereinigung von eupleuraler Region mit pleurotergalem Bezirk (Teilregion) *plt*. Für die Ausdehnung des pleurotergalen Bezirks ist der Ansatz des *ldvm4* maßgebend. Vgl. hierzu in jeder Hinsicht die Fig. 44 und 45; ferner Bd. C, Fig. 23, Taf. XXIV.

Der Muskel *ldvm1a* (rot) vertritt zugleich *ldvm1*. Das Mittelgelenkstück *b1* des Flügels ist in die folgende Figur eingetragen.

Fig. 48. Querschnitt im hinteren, im epimeralen Bezirk des Mesothorax und Metathorax.

(Kombination der beiden flügeltragenden Segmente.)

Links: Querschnitthälfte vom Übergangszustande des Stadium 1.

Rechts: Querschnitthälfte von der Imago.

Besonderheiten des Mesothorax sind: die unpaare Apophyse *ua*, das Stigma, der Muskel *pm7* (65 u. 101) im Übergangszustande.

Die von hinten gesehene Pleuralleiste *lp* liegt nicht mehr in der gedachten Schnittebene, sondern perspektivisch vorn, ebenso die Gabelapophyse *pa*. Der Muskel *dvm2* (gelb) vertritt zugleich den *dvm3* u. *4*.

Es gelten hier die Erläuterungen zur vorigen Figur 47. In beiden beachte man das Verhalten der intratergalen *pm* und der Flankenmuskulatur *ldvm* und *pm* zur Flügelanlage und zu den Gelenkteilen: zu den Tergalgelenkplatten *a1*, *a2*, *a3*, zu den Pleuralgelenkplatten *p1*, *p2*, und *ep*; zu beiden vgl. 1904, Taf. XV u. XVI und die Serie der Textfig. 1—11, 1905, S. 653—659; ferner zum Mittelgelenkstück *b1* vgl. ebendort 1904 und 1905, besonders Textfig. 8, S. 657.

Fig. 49. Querschnitt im vorderen, im episternalen Bezirk des Prothorax.

Links: im Übergangszustande des Stadium 1.

Rechts: in der Imago (bzw. Normalzustand des Stadium 1).

Vgl. die Textfig. 37—41, S. 479 f. und Bd. C, Taf. XXIV, Fig. 24.

Pronotum mit tief hinabreichendem Halsschildseitenlappen *hs*, dem Seitenteil des pleurotergalen Bezirkes *plt*, in welchem ein *dlm5* fehlt. Die Stelle des hypothetischen Prothoracalflügels ist durch *fl* angedeutet (vgl. S. 659, Nr. 40). Am Vorderrande des Pronotum ist die Lage der eingebogenen Vorderrandslamelle »*I*« — vgl. 1904, S. 294 und 295, Abb. 3 und 4 — mit deren Innenrand *ItR* gekennzeichnet. Die Gabelapophyse *pa* lehnt sich an die Pleurallamelle *lp* an, mit ihr verbunden durch den äußerst kurzen *Zm* (155).

Fig. 50. Querschnitt im hinteren, im epimeralen Bezirk des Prothorax.

Links: im Übergangszustande des Stadium 1.

Rechts: in der Imago (bzw. im Normalzustand des Stadium 1).

Vgl. die Textfig. 37—41, S. 479 f. und Bd. C, Taf. XXIV, Fig. 24.

Perspektivische Ansicht der nach vorn gelegenen inneren Skeletteile (punktiert) von hinten.

Hierfür gilt die Erläuterung zur vorigen Fig. 49. In beiden Figuren beachte man bei einem Vergleich mit den flügeltragenden Segmenten (Fig. 47, 48) und den Hinterleibsringen (Fig. 44, 45) das Verhalten der pleuralen Region mit dem Stigma (vgl. S. 660, Nr. 43).

Fig. 51. Querschnitt im hinteren Bezirk der Halshaut, dem Segment der zweiten Maxille.

Links: im Übergangszustande des Stadium 1.

Rechts: im Normalzustande des Stadium 1 und in der Imago.

Der Querschnitt liegt auf der Höhe der hinteren Kehlhautplatte *a*; vgl. die Textfig. 42—48, S. 531 ff.; Bd. C, Taf. XXIV, Fig. 25 und S. 828.

Der Vorderrand des Pronotum »*I*«, vgl. Fig. 49, an dessen Innenrand *I t,R* die Halshaut hinten ansetzt, ist angedeutet, ebenso der seitliche und ventrale Umriß des Prothorax. Im Kehlbezirk liegt das Unterschlundganglion *U. S* (= *Oggl*) Der *Odvm2a—c* vertritt drei Muskeln. Man beachte die vergängliche dorsale Längsmuskulatur. Lange *ldvm* und unterbrochene *pm* Seitenmuskulatur fehlt völlig; dementsprechend ist die pleurale (eupleurale) Region aufs äußerste rück-

gebildet, und mit *pl* in ihrer hypothetisch zulässigen Erstreckung dargestellt. Hingegen entspricht der pleurotergale Bezirk *plt* mit dem *dlm5* durchaus dem Befunde im Abdominalsegment (vgl. Fig. 44, 45); mit dem Unterschiede, daß in der Halshaut die im Abdominaltergit einheitlich kräftig chitinisierte tergale Region weichhäutig ist. (vgl. die Schemata I—VI). Ebenso ist im Prothorax die ganze tergale Region eine einheitlich feste Platte usw. Vgl. hierzu die Fig. 49—50.

Oest bedeutet den dem Prosternellum *Iest* homologen sternalen Teilbezirk des Cephalosternellum.

Fig. 52. Querschnitt im vorderen Bezirk der Halshaut, dem Segment der zweiten Maxille.

Links: im Übergangszustand des Stadium 1.

Rechts: im Normalzustande des Stadium 1, bzw. in der Imago.

Der Querschnitt liegt auf der Höhe der vorderen Kehlplatte *i*; vgl. die Textfig. 49—52, S. 545 ff.

Das Hinterhaupt *ocr*, an welchem die Halshaut entspringt, ist als episternaler Teil des zweiten Maxillensegmentes *Ot* u. *Opl*, mit dem Tentorium *T* perspektivisch von hinten gesehen; vgl. 1904, S. 289, Textfig. 1.

Ot, Cephalonotum = Tergit des zweiten Maxillensegments = Nackenhaut.

Ost, Cephalosternum = Sternit des zweiten Maxillensegments = Kehlhaut.

Am Tentorium entspringt die ventrale Längsmuskulatur *vlm*. Man beachte die vergänglichen Teile der dorsalen Längsmuskulatur *dlm*. Im übrigen gilt die Erklärung zu voriger Fig. 51; vgl. hierzu den Schnitt Textfig. 39 in der entsprechenden Querlage durch den Prothorax, vgl. die Erläuterungen auf S. 485 und S. 533.

Anmerkungen.

1) Anmerkung zu Bd. C, S. 589.

Über den Thorax von *Gryllus domesticus* mit besonderer Berücksichtigung des Flügels und dessen Bewegung. (Ein Beitrag zur Vergleichung der Anatomie und des Mechanismus des Insektenleibes, insbesondere des Flügels.)

I. Teil: Das Skelet, 1904.
II. Teil: Die Muskulatur, 1905.
III. Teil: Die Mechanik, 1905.
IV. Teil: Vergleich der Orthopteren, besonders des *Gryllus domesticus*, mit den übrigen höheren Insektenordnungen, 1905.

2) Anmerkung zu Bd. C, S. 599.

Zusammenstellung der in vorliegendem Zusammenhang genannten Autoren.

A. Bauer, 1910: Bd. CI, S. 581.
B. Dürken, 1907: Bd. C, S. 594; Bd. CI, S. 661, 667, 668.
1909: Bd. C, S. 603; Bd. CI, S. 661.
C. Gegenbaur, 1898: Bd. CI, S. 676, Anm. 3.
A. Gerstäcker, 1866: Bd. C, S. 812.

V. Graber, 1877: Bd. CI, S. 653.
1882: Bd. CI, S. 501.
R. Heymons, 1895: Bd. C, S. 600, 671.
1896: Bd. CI, S. 671.
1897: Bd. CI, S. 679, Anm. 13.
1899: Bd. CI, S. 679, Anm. 13.
1906: Bd. CI, S. 679, Anm. 13.
1909: Bd. CI, S. 628.
Ch. Janet, 1898: Bd. CI, S. 563.
1907: Bd. C, S. 696, 829 zu Fig. 31.
Klaus-Grobben, 1910: Bd. CI, S. 628.
H. J. Kolbe, 1893: Bd. CI, S. 677, Anm. 6.
O. Krancher, 1881: Bd. C, S. 661.
J. Künkel d'Herculais, 1890: Bd. C, S. 622.
Em. Radl, 1905: Bd. CI, S. 501.
Fr. Voss, 1904/05: Bd. CI, S. 675, Anm. 1.
Referat 1906 v. Adelung: Bd. CI, S. 605.
1906: Bd. CI, S. 623.
1911: Bd. C, S. 597.
1912 vgl. Bd. C, S. 788. Referat der Arbeit von E. Zander 1910 im zool. Centralblatt 1912, Nr. 1058, S. 850.
J. Vosseler, 1905 u. 1908: Bd. C, S. 622; Bd. CI, S. 671.
Wefelscheid, 1912: Bd. CI, S. 678, Anm. 9.
E. Zander, 1910: Bd. C, S. 788.

3) Anmerkung zu Bd. C, S. 602.

Die Muskelkategorie besteht demnach ganz im Sinne Gegenbaurs (Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere, Bd. 1, 1898 Leipzig, S. 23 unter I) aus der begrifflich faßbaren Einheit einer Vielheit von Einzelorganen, d. h. in unserm Falle von einzelnen Muskelgruppen oder deren Teilen. Dieselben können bei den verschiedenen Insektenorganisationen im einzelnen sehr verschieden differenziert sein, während die Kategorie für letztere gleichartig und der Anlage nach typisch ist. Nach Maßgabe des Begriffes Kategorie herrscht demnach eine allgemeine Homologie für sämtliche specifische Einzeldifferenzierungen (bzw. ungeachtet derselben). Die Bewertung der letzteren geschieht durch den Vergleich unter Aufstellung spezieller Homologien.

4) Anmerkung zu Bd. C, S. 607.

Die Vergrößerungen für die Schnitte der Frontalserie Bd. C, Taf. XIX—XXIII, sind bereits auf S. 819 und 825 angegeben.

Die Vergrößerung der Fig. 35, Taf. XXVII, Bd. C, beträgt etwa 21.

Die Vergrößerung der Querschnitte auf den Taf. XXIV—XXVI, Bd. C, kann durch den Vergleich mit den entsprechenden Textfiguren beurteilt werden.

Die Vergrößerung der gegenüber den Originalen um etwa zwei Drittel verkleinerten Querschnittsbilder in den Textfiguren Bd. C und Bd. CI ist eine 136—138fache (Textfig. 51 etwa 136fach, Textfig. 1 etwa 138fach).

In der Fig. 43, Taf. XXVIII, Bd. CI, beträgt die Vergrößerung etwa 51, entsprechend dem Höchstmaß von 3,3 mm, welches der Embryo nach meinen Beobachtungen erreichen kann.

Im Text bezieht sich die einfache Bezeichnung »Fig.« auf die Tafelfiguren, während die Textfiguren als solche bezeichnet sind.

5) Anmerkung zu Bd. CI, S. 549.

In dem 1905 auf S. 464, Textfig. 11, wiedergegebenen Frontalschnitt der Imago ist infolge falschen Übertragens der richtigen Originalskizze ein Versehen untergelaufen: der mit *Oidvm2* in der Region der Halshaut bezeichnete Muskelquerschnitt liegt in Wirklichkeit medial vom dorsalen Längsmuskel *Ovlm5a* (welcher jetzt als *Odlm5a* — vgl. Bd. CI, S. 544 — bezeichnet werden muß), dicht neben diesem und lateral dicht neben *Oidvm1*. Alsdann ergibt sich auch die Übereinstimmung dieser Figur mit dem Text 1905 und den gegenwärtigen Frontalschnittbildern vom Stadium 1. Vgl. Bd. C, Taf. XX, Fig. 9 und die Erklärung auf S. 821.

6) Anmerkung zu Bd. CI, S. 575f, unter 2.

Eine gute Anschauung von dem im Hinterhauptsring der Kopfkapsel enthaltenen episternalen Anteil des Segmentes der zweiten Maxille in seinem Zusammenhange mit der zugehörigen Extremität, eben der Unterlippe, gibt die von Kolbe (1893, Einführung in die Kenntnis der Insekten, Fig. 61, S. 133 unter *Sg5*, *K4* usw.) gegebene Darstellung der Seitenansicht vom Kopfe der *Locusta viridissima* L. Der epimerale Bezirk des zweiten Maxillensegmentes, die Halshaut, ist von Kolbe nicht dargestellt.

Man vergleiche diese Abbildung mit der von mir 1904, Textfig. 4, S. 295, gegebenen Innenansicht vom Prothorax, um die dortige Reduktion des episternalen Bezirks (vgl. Bd. CI, S. 521) festzustellen und um — im Vergleich mit dem noch mehr reduzierten im Segmente der zweiten Maxille — das Prinzip der funktionellen Steigerung durch progressive Rückbildung des episternalen Bezirkes zu erkennen (vgl. Bd. CI, S. 656, Nr. 21, S. 660, Nr. 44).

7) Anmerkung zu Bd. CI, S. 590.

Der Gabel-Seitenmuskel *Zm* wurde unter der sternalen Muskulatur geführt. Von den sternalen Beinmuskeln *bm* unterscheidet ihn jedoch sein Verlauf oberhalb der ventralen Längsmuskulatur, in welchem er den abdominalen Transversalmuskeln *rm* gleicht, und sein Ansatz (nicht etwa am äußeren Hüftrand — vgl. einige *bm* —, sondern) noch jenseits, d. h. lateral vom Ursprung der Hüfte, in der thoracalen Seitenwand —mit einem dem Intersegmentalfaltenmuskel *IIifm* (117) ähnlichen, analogen Verhalten. Hierdurch zeigt er ein in topographischem Sinne sternalpleurales Verhalten.

Als sternalpleuraler Muskel in morphologischem Sinne kann er u. a. schon deshalb nicht angesprochen werden, da er an der Gabelapophyse, d. h. an einem Gebilde des medialen Sternits, also nicht sternal-randständig, entspringt.

Er nimmt also in gewissem Sinne eine Mittelstellung zwischen sternalpleuraler und sternaler Muskulatur ein, als ein Beispiel für Muskeln, welche sich keiner der genannten Kategorien fügen (vgl. Bd. CI, S. 619).

8) Anmerkung zu Bd. CI, S. 600, unter b.

Es könnte die Frage aufgeworfen werden, ob die *Odlm Ox* (wohl weniger *Oy*) trotz ihrer medianen Lage oder etwa gerade wegen ihrer im Prothorax durch die medianwärtige Verschiebung der *Idlm3a + b* vorbereiteten medianen Verlagerung mit letzteren Muskeln im weiteren Sinne homologisiert werden dürfen (vgl. die

Situsbilder in Textfig. 39, S. 485 und 43, S. 533). Ich lasse diese Frage in Anbetracht des vielfach erwähnten spontanen Auftretens von Muskeln, welche sich keiner Kategorie fügen (S. 619 u. a.), unberücksichtigt.

9) Anmerkung zu Bd. CI, S. 632 (vgl. auch Bd. CI, S. 629; Bd. C, S. 791ff.).

Wefelscheid (1912, Zoolog. Jahrbücher, Abt. für Systematik, Bd. XXXII, S. 410) stellt fest, daß die pleuralen Platten des Abdomen (Parasternite Heymons') von *Plea* aus tergalen und sternalen Anteilen zusammengesetzt sind. Wenn er jedoch mit dem Worte »Pleura« eine neutrale Bezeichnung anwenden will, so ist dem zu entgegnen, daß diese Bezeichnung sich auf die pleurale Region in ihrer Eigenschaft als ein morphologisch einheitlicher Begriff bezieht; sie ist daher auch in topographischem Sinne nicht anwendbar, zumal auch Wefelscheid angibt, daß die Pleuren nicht selbständig innerhalb der Pleuralhäute entstanden sind.

Derartige Beispiele ließen sich vermehren; so auch z. B. R. Heymons, 1899 (zitiert S. 679, Anm. 13), Nova acta, S. 370, Abs. 4.

10) Anmerkung zu Bd. CI, S. 634.

Um einer Verwechslung mit der Kehlplatte, dem Submentum (Gula) — vgl. Textfig. 1, 1904, S. 289 — vorzubeugen, bezeichne ich sämtliche Chitinplatten der Halshaut als Halshautplatten und unterscheide bei denselben die Platten der Kehlhaut als Kehlhautplatten von solchen der Nackenhaut, den Nackenhautplatten. Diese Bezeichnungen hatte ich in der Bearbeitung 1904/05 noch nicht angewandt und ich habe sie auch erst bei der Korrektur der zweiten Fortsetzung vorliegender Arbeit durchgeführt.

11) Anmerkung zu Bd. CI, S. 638.

Demgegenüber läßt sich allerdings wieder einwenden, daß der pleuro-tergale Seitenbezirk im imaginalen Abdomen der *Ephemerella* (Textfig. 17, S. 477) frei von Längsmuskeln ist. Der *dvm*3 setzt tergal und sternal nicht randständig an, wie man es von einem seitlichen Dorsoventralmuskel *ldvm* verlangen müßte. Inwiefern dieser Mangel an Randständigkeit sich durch die besonderen Verhältnisse bei Ephemeriden deuten läßt — Verbreiterung der Tergite und Sternite lateralwärts — bedarf eben der Untersuchung; vgl. hierzu Dürkens Textfig. 17, 18 mit Bd. C, Fig. 22, Taf. XXIV bei *Gryllus*. Die den *ldvm* bestimmter vergleichbaren *km* zeigen in den Abbildungen Dürkens S. 477 ein ventral randständiges Verhalten. Die Frage ist ersichtlich zu kompliziert, um ohne eine neue Untersuchung, u. a. über den Embryonalmechanismus der Ephemeriden, entschieden werden zu können.

12) Anmerkung zu Bd. CI, S. 638 unten.

Hiernach scheint sich allerdings ein gleiches Verhalten der *edvm* bei *Gryllus* und der *dvm*3 bei *Ephemerella* herauszustellen, indem der Längstracheenstamm in beiden Fällen dicht medial neben dem Dorsoventralmuskel verläuft; vgl. Bd. C, Taf. XXIII, Fig. 21 mit Dürken 1907, S. 477, Textfig. 17.

13) Anmerkung zu Bd. CI, S. 641 (vgl. auch Bd. C, S. 622ff.; Bd. CI, S. 671).

Angaben und Abbildungen über den »Eisprenger« (Hagen, Heymons), den Eizahn bzw. die Stirnsäge finden sich u. a. bei folgenden Autoren:

Der Eizahn von *Lepisma*, im Übergangszustande derselben vom 1.—7. Tage; R. HEYMONS, 1897, »Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an *Lepisma saccharina*« in Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXII, Taf. XXX, Fig. 14.

Die Stirnsäge von *Myrmecophana*; J. VOSSELER, 1908 (zitiert Bd. C, S. 622).

Der Eizahn von *Forficula*; R. HEYMONS, 1895 (zitiert Bd. C, S. 600; Bd. CI, S. 671).

Die Stirnsäge von *Epitheca*; R. HEYMONS, 1896 (zitiert S. 671).

Der Eizahn von *Pyrrhocoris*; R. HEYMONS, 1899, »Beiträge zur Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Rhynchoten«, Nova acta naturae curiosorum, Halle, Bd. LXXIV, S. 400, Abs. 4.

Ebendort ist S. 393 unten ein »eigentümlicher Chitinapparat« vom Kopfe der *Cimex dissimilis* Fab. erwähnt.

Einen T-förmigen Eisprenger von *Palomena dissimilis* in der Hinterhauptsregion des Embryo beschreibt R. HEYMONS 1906: »Über einen Apparat zum Öffnen der Eischale bei Pentatomiden«, Bd. II der Zeitschr. f. wiss. Insektenbiologie.

Ich beabsichtige nicht, an dieser Stelle eine vollständige Übersicht über diesen Gegenstand zu geben. Weitere Angaben auch allgemeiner Natur finden sich in der soeben genannten Arbeit von HEYMONS 1906, auch über die einschlägige Literatur.

Im zusammenfassenden Teil Bd. CI, S. 641, habe ich (im Gegensatz zu der Beschreibung für *Gryllus*, Bd. C, S. 622 ff.) auch den Eisprenger aufgeführt, indem ich dort die Befunde an der Grille mit den von andern Beobachtern beschriebenen Vorgängen in allgemeinen Zusammenhang brachte. Es sei indes nochmals ausdrücklich hervorgehoben, daß ich einen Eisprenger von irgendwelcher Form bei der Hausgrille nicht beobachtet habe. Die Eischale läßt sich bei der Präparation leicht zerreißen. Allerdings bemerkt man bei der Seitenansicht eines noch innerhalb der Eischale befindlichen Embryo bei durchfallendem Licht am Vorderende des Tieres an einer in der Übergangszone von der Stirn zum Scheitel befindlichen Stelle eine im Profil ventralwärts deutlich etwas abgesetzte dunkle Kontur, welche dorsal in der Scheitelregion zu verstreichen scheint; dieselbe erweckt zunächst den Anschein einer leistenartigen Chitinverdickung und täuscht die genannten Befunde von HEYMONS, 1896 an *Epitheca* und VOSSELER, 1908 an *Myrmecophana* vor. Indessen stellt es sich bei der Präparation leicht heraus, daß diese dunkle Kontur nur optisch besteht: Infolge einer relativ tiefen medianen Längsfurche (vgl. die Dorsalansicht des Embryos) treten am Kopfgipfel zwei Vorwölbungen auf, welche dorsal und ventral verstreichend den erwähnten Anschein erwecken. Es bleibt zu untersuchen, ob diese Gebilde bei der Sprengung der Eischale eine besondere Aufgabe erfüllen.

14) Anmerkung zu Bd. CI, S. 644 (vgl. auch Bd. C, S. 622ff., bes. S. 628f; Bd. CI, S. 653).

Auch über diesen Gegenstand beabsichtige ich hier keine eingehenden Erwägungen anzustellen.

HEYMONS, 1906 (in der soeben genannten Arbeit), beobachtet, daß das Embryonalhäutchen bei der Pentatomide *Palomena dissimilis* im Ei zurückbleibt.

Sehr bemerkenswert scheint mir demgegenüber das lange Verharren der *Lepisma saccharina* im Übergangszustande des Stadium 1, worüber R. HEY-

mons 1897 in der in voriger Anmerkung zitierten Abhandlung Angaben macht (S. 597ff).

Bei *Lepisma* erfolgt die erste Häutung, d. h. die Ablage des Embryonalhäutchens mitsamt dem Eizahn erst am 7. Tage. Das junge Tier verharrt also in einem überaus verlängerten »nachembryonalen Übergangszustande zum Stadium I«, welcher in ähnlicher Weise wie bei *Gryllus* u. a. durch den Dotterinhalt des Mitteldarmes und durch das Unterbleiben der Nahrungsaufnahme charakterisiert ist.

Es ist demnach auf S. 628, Bd. C, unter 1, hinter *Schistocerca* hinzuzufügen: »bei *Lepisma* sich sogar auf 7 Tage erstrecken . . .«.

Bei der Grille bleibt das Embryonalhäutchen in der Regel in solcher Weise in der Eischale zurück, daß seine hintere Hälfte in dem vorderen dorsalen Spalt der Eischale eingeklemmt ist, während die vordere Hälfte hervorragt.

15) Anmerkung zu Bd. CI, S. 660 (vgl. auch 1904, S. 280ff.; 1905, S. 512).

Mit dieser Feststellung erfährt also die Gesamtzahl des primären Segmentbestandes bei den Insekten keine Zunahme. Es sind demnach primär 21 Segmente vorhanden: sechs Kopfsegmente, drei Thoracalsegmente, zwölf Abdominalsegmente. Nachdem ich 1905 vorsichtshalber die 12-Zahl der Hinterleibssegmente hypothetisch gelassen, scheint sie mir jetzt durch die Untersuchungen Heymons' bei den verschiedenen Insektenordnungen einwandfrei begründet und sichergestellt.

16) Anmerkung zu Bd. CI, S. 663.

Mit den vorstehenden Seitenverweisen ist kein erschöpfendes Sachregister beabsichtigt. Es soll lediglich auf einzelne Hauptstellen für den betreffenden Gegenstand hingewiesen werden, um eine leichte Einarbeitung in den Stoff zu ermöglichen. Neben dem Inhaltsverzeichnis können auch die Figurenerklärungen als Ausgangsstellen für die Einarbeitung benutzt werden, vgl. auch Bd. C, S. 597, Anmerkung.

17) Anmerkung zu Bd. CI, S. 641 u. a. (vgl. auch Bd. C, S. 646ff.; Bd. CI, S. 602).

Die mediale Dorsoventralmuskulatur des Abdomen ist an einem älteren Embryo, welchen man frisch aus der Eischale präpariert hat, auch schon an einem noch innerhalb der Eischale befindlichen Embryo, besonders bei der Dorsalansicht sehr gut zu sehen.

Die Muskelmassen zeigen sich im optischen Querschnitt als sehr große, unregelmäßig kreisförmig begrenzte helle Flächen; sie nehmen beiderseits des Darmes, welcher infolge seines Dotterinhaltes lichtbrechend erscheint, die Hauptmasse der abdominalen Seitenteile ein.

Innerhalb der Flächen scheidet eine feine dunkle Querlinie den vorderen Dorsoventralmuskel *edvm*1 vom hinteren *edvm*2. Die Ansicht entspricht dem in Fig. 17*a*, Taf. XXII, Bd. C, dargestellten Verhalten; doch sind in diesem aus der Eischale geschlüpften Übergangszustande die Muskeln weiter voneinander getrennt.

Druckfehler und Berichtigungen zum Teil I—IV, 1904—05 und zum Teil V, 1912.

Zum I. Teil 1904.

S. 289, Zeile 7 von unten lies: durch den äußerst kräftigen Querbalken.

S. 289, Zeile 2 von unten lies: dem Ansatz nur eines in den Thorax reichenden Muskels (*Ovlm4* [136]) dient.

S. 297, Zeile 7 von unten lies: die unpaare Apophyse garnicht.

S. 298, Zeile 20 von unten: trapezförmige statt trapezförmig.

S. 301, Zeile 17 von oben, ein Bindestrich: — notum AMANS'.

S. 313, Zeile 7 von oben lies: gegen den Thorax hin im Durchmesser abnimmt.

S. 324, Zeile 3 von oben: *a2* statt *d2*.

S. 335, Zeile 3 von oben hinter »Steg« ein Komma.

S. 343, vorletzte Zeile des Abschnittes »Vergleichung« lies: — in letzterem Sinne nicht unwahrscheinlich.

Taf. XV, Fig. 3: die VIII. Ader ist etwas zu dick. — *d* fällt fort.

Taf. XVI: In den Fig. 18*a*—*c* einerseits und den Fig. 10*a*—*d* anderseits sind die mit *h* bezeichneten Stellen einander nicht homolog.

Zum II. Teil 1905.

S. 403: In der Textfig. 2 ist der Sporn der Pleuralleiste *lp*, das Apodem, perspektivisch vor dem Muskel *pm*6 (jetzt = *ldvm2*) verlaufend gezeichnet. Er muß jedoch hinter demselben verschwinden, da der Muskel vor ihm verläuft.

S. 412, Zeile 9 von oben: 4 dorsale Längsmuskeln statt dorsoventrale.

S. 420, Zeile 7 von oben lies: dorsale Partie statt ventrale.

S. 450, Zeile 4 von unten lies: bietet die nach hinten intersegmentale Muskulatur.

S. 462, Zeile 8 von unten fallen die beiden Kommata fort.

S. 464, Die Berichtigung der Textfig. 11 vgl. vorher Anmerkung 5.

S. 465 oben Zeile 1 und folgende lies: in der letzteren, d. h. in der epimeralen, durch sternale Muskulatur ersetzten, kann besonders *pm6* (*ldvm2*) . . . als . . . Beinmuskel für die Beinbewegung mechanisch zurücktreten.

S. 466, Korrektur der Textfig. 13, S. 466, 1905, Bd. 78:

In diesem der ventralen Region sehr angenäherten Frontalschnitte der Imago ist das erste Abdominalsegment nicht mehr getroffen. Der gesamte Muskelkomplex des ersten Abdomialsegmentes liegt bereits höher, ebenso auch die seitlich hoch hinaufreichende Parasternalplatte; vgl. hierzu auch Bd. C, Taf. XXVII, Fig. 35 mit den Textfig. 19, 23, S. 673 ff. und Taf. XXIII, Fig. 20. Letzterer Schnitt für das Stadium 1 entspricht fast völlig dem gegenwärtigen der Textfig. 13 für die Imago. Der in letzterer also als erstes Abdominalsegment bezeichnete Bezirk *Ia* gehört dementsprechend dem zweiten Abdominalsegmente an. Es ergeben sich also folgende Änderungen und Nachträge:

IIa statt *Ia*. — *IIIa* statt *IIa*. — *pm6* jetzt: *ldvm2*. — *IIa stmα+β*, *pstm6+pm3* statt *vlm4+5*; nur das in den Metathorax *III* einragende Stück gehört zu *IIIvlm4+5*, indem es an der Knickstelle endet.

Im Segmentbereich *IIa* (statt *Ia*): folgt medial von der Einstülpung der Querschnitt des *IIa ldvm2*, lateral der Querschnitt des *IIa pm4*.

Dahinter im Segmentbereich *IIIa* (statt *IIa*) der kleine Querschnitt des *IIa ipm5*, der große des *IIIa ldvm1*. Hinter der bei *sti* mündenden Trachee nacheinander: *IIIa ldvm2*, *IIIa pm4*, *IIIa ipm5*, *IVa ldvm1*.

S. 467, Zeile 1 oben lies: was die episternale Muskulatur, abgesehen von obigen Ausnahmen den *pm*1—3 — [jetzt *ldvm*1, 1*a*, 3] — nicht tut.

S. 520, Anmerkung 19 zu Zeile 4: Hinweis auf S. 468.

Zum III. und IV. Teil 1905.

S. 683, Zeile 6 von oben: dorsales statt dorsaler.

S. 739, unter 6 b). Dieses Ergebnis bestätigt sich also nach den neuen Untersuchungen nicht. Vgl. Bd. CI, S. 503ff., S. 564ff, 569ff.

Zum V. Teil 1912.

Bd. C, S. 775: In der Überschrift unter 2 heißt es *ldvm2* (*pm6*), nicht *ldvm*.

Göttingen, im Januar 1912.

Untersuchungen über den Bau und die Lebensweise der Lymexyloniden, speziell des Hylecoetus dermestoides L.

Von

Friedrich Germer

aus Leipzig.

(Aus dem Zoologischen Institut zu Leipzig.)

Mit 31 Figuren im Text und Tafel XXX u. XXXI.

Inhaltsverzeichnis.

Auf der am 9. Mai 1909 von Herrn Dr. Otto Steche veranstalteten Exkursion nach dem Kammerforst in Sachsen-Altenburg wurden in einem großen Eichenstumpf zahlreiche Vertreter der Lymexyloniden-gattung *Hylecoetus dermestoides* L. angetroffen. Zufällig nahm ich mir einige Exemplare lebend mit und zeigte sie am nächsten Tage im Zoologischen Institut Herrn Professor zur Strassen. Auf dessen Anregung stellte mir Herr Geheimer Rat Professor Dr. Carl Chun die Aufgabe, die erwähnten Käfer einer genaueren Untersuchung, vor allem auch in biologischer Hinsicht, zu unterziehen.

Es sei mir gleich an dieser Stelle gestattet, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geheimrat Chun, für die mannigfache Anregung und Unterstützung, die er mir bei meiner Arbeit zuteil werden ließ, meinen herzlichsten Dank auszusprechen. In gleicher Weise bin ich Herrn Professor zur Strassen und vor allem Herrn Privatdozenten Dr. med. et phil. O. Steche zu großem Danke verpflichtet. Schließlich möchte ich nicht unerwähnt lassen, daß ich durch die Herren Professoren Neger-Tharandt und Miehe-Leipzig, in freundlichster Weise in botanischen Fragen beraten worden bin.

Material und Technik.

Meine ersten Untersuchungen stellte ich an dem im Kammerforst gefundenen Material an. Im Frühjahr 1910 wollte ich Kontrollversuche vornehmen, konnte aber an der betreffenden Stelle im Kammerforst und auch in der näheren Umgebung Leipzigs keine Käfer antreffen.

Endlich fand ich bei einem Aufenthalt auf der Oberförsterei Haferfeld bei Gernrode im Harz mehrere *Hylecoetus dermestoides* und hatte auch Gelegenheit, die Larven und ihre Lebensweise genauer zu studieren. Ich habe es vor allem der Liebenswürdigkeit des Herrn Forstmeisters Scholtz zu danken, daß ich zu den dortigen Waldungen ungehindert Zutritt erhielt.

Da es sich bei meiner Arbeit in histologischer Beziehung in der Hauptsache um die Untersuchung der Mundgliedmaßen handelte, konservierte ich die eingefangenen Käfer in der Weise, daß ich sie in die Konservierungsflüssigkeit warf und ihnen, sobald sie betäubt waren, das Abdomen abschnitt. Zuweilen trennte ich auch nur den Kopf vom übrigen Körper ab. Ich benutzte zur Konservierung verschiedene Flüssigkeiten, so auf Exkursionen bisweilen reinen 80%igen Alkohol oder ein Gemisch von Formol-Alkohol-Essigsäure. Bei der Fixierung im Laboratorium verwandte ich auch öfter eine Mischung von Sublimat-

Alkohol-Eisessig, die am besten auf 70° C. erwärmt, benutzt wurde. In dieser Flüssigkeit wurden die Objekte 8—12 Stunden belassen, um nachher mit Jodalkohol behandelt zu werden.

Die besten Resultate beim Konservieren erhielt ich jedoch stets durch Formol-Alkohol-Eisessig. Dieses Gemisch setzte sich folgendermaßen zusammen: 15 Teile 96%igen Alkohol, 30 Teile destilliertes Wasser, 6 Teile konzentriertes (40%iges) Formol und 7 Teile Eisessig. Meistens genügen schon zwei bis drei Teile Eisessig. Ich habe aber stets gefunden, daß eine größere Menge Eisessig die Kerne und Nervenfibrillen deutlicher hervortreten läßt.

Auch hier wurde die Wirkung der Mischung erhöht, wenn ich sie erwärmt anwandte, ja es empfahl sich sogar, die Flüssigkeit mit den Objekten in einer verschlossenen Glasdose auf den Thermostaten zu stellen. Die Objekte ließ ich je nach der Größe 6—12 Stunden in dem Gemisch. Wollte ich nur Fühler oder Maxillarpalpen konservieren, so betäubte ich das Tier ein wenig mit Chloroform und präparierte dann unter der binoculären Lupe die Mundwerkzeuge ab. Auf diese ließ ich dann Formol-Alkohol-Eisessig nur 4 Stunden einwirken. Die konservierten Objekte bewahrte ich in 70%igem Alkohol auf, den ich in den ersten Tagen ein paarmal wechselte. Wollte ich die Mundwerkzeuge mikroskopisch auf ihren inneren Bau hin untersuchen, so mußte ich sie, da das Chitin dem Mikrotommesser sehr großen Widerstand entgegensetzte, mit Seifenspiritus behandeln. Diese Aufweichungsmethode mittelst Seifenspiritus wurde zuerst von Bedau (3) angewandt. Er hat darüber im 3. Heft des XCVII. Bandes der Z. f. wiss. Zool. S. 418, 419 berichtet. Ich kann mich daher hier darauf beschränken, auf diese Arbeit hinzuweisen.

Wenn ich merkbare Resultate erhalten wollte, mußte ich die Mundwerkzeuge bis zu 96, ja bis zu 120 Stunden im Seifenspiritus lassen. In keinem Falle hatte ich eine Schädigung des Gewebes zu konstatieren. Die Objekte wurden dann, ebenfalls nach Bedau (3) mit Cedernholzöl behandelt und in 60grädigem Paraffin eingebettet.

Das Schneiden mit dem Mikrotom machte aber öfters Schwierigkeiten, so daß ich Mastixkollodium auf den Block auftragen mußte, um ein Ausspringen des Chitins zu verhüten.

Bessere Resultate erhielt ich aber, wenn ich meine Objekte in das härtere Kollodiumparaffin einbettete, vor allem auch deshalb, weil ich sie sehr leicht im Kollodium orientieren konnte. Im 48- und 58grädigen Paraffin wurden die im Kollodiumnelkenöl enthaltenen Objekte längere Zeit, bis zu 18 Stunden, belassen, während sie im 60grädigen

nur 2—4 Stunden verblieben. Wenn ich nun auch fast niemals »Bänder« beim Schneiden erhielt, so sprang doch bei Anwendung der Nelkenöl-Kollodium-Paraffin-Einbettung das Chitin fast niemals aus. Zuweilen mußte ich auch mit stark verdünntem Mastixkollodium nachhelfen. Die Schnitte wurden meist in einer Dicke von 3—5 μ angefertigt. Einige Male gelang es mir, die Schnittdicke auf 2 μ, einmal sogar auf 1 μ herabzusetzen. Da mir in der ersten Zeit des öfteren, besonders nach Anwendung von Mastixkollodium, einzelne Kollodiumparaffinschnitte vom Objektträger fortschwammen, überzog ich die Glastafeln mit den Schnitten mit einer Lösung von Photoxylin. Am besten bewährte sich hierbei eine verdünnte Lösung. Ich mischte 50 ccm absoluten Alkohol mit der gleichen Menge reinen Äthers und gab dann ungefähr einen Teelöffel Photoxylin hinzu. Meiner Erfahrung nach empfiehlt es sich, bei stark chitinigen Objekten stets die Tafeln mit Photoxylin zu behandeln. Allerdings braucht man dann zum Überführen und Färben etwas längere Zeit als gewöhnlich.

Zur Färbung der Schnittpräparate verwandte ich bei Übersichtsbildern Hämalaun mit gutem Erfolg, zuweilen wurde mit Eosin nachgefärbt. Für die Nervenfärbung dagegen war die Eisenhämatoxylinfärbung nach Heidenhain am vorteilhaftesten. Besonders schöne Bilder erhielt ich, wenn ich nach dem Färben und Differenzieren mit Beize die Präparate noch längere Zeit unter fließendem Wasser wässerte. Die Nervenfibrillen traten in großer Deutlichkeit vor das Auge, selbst wenn das übrige Gewebe durch das Differenzieren wieder völlig entfärbt war.

Die getrockneten Käfer mußte ich zur Untersuchung der Mundwerkzeuge und zur Feststellung des Geschlechtes mit Kalilauge aufweichen. Es empfiehlt sich, eine mittelstarke Lösung von Kaliumhydroxyd einwirken zu lassen und zwar am besten bei einer Temperatur von 60—70° C. Brachte ich die trockenen Insekten etwa in eine konzentrierte kochende Kalilaugenlösung, so wurden sie oft einfach auseinandergetrieben und waren dann natürlich nicht mehr zur Untersuchung zu gebrauchen. Ebenso mußte ich bei der Überführung der Objekte aus der Kalilauge ins Wasser sehr vorsichtig zu Werke gehen. Ein schnelles Überführen hatte jedesmal ein starkes Schrumpfen zur Folge. Ich ging daher folgendermaßen vor. Waren die Objekte genügend aufgeweicht und die Gewebe im Innern entfernt, so fügte ich zu der heißen Kalilauge allmählich heißes Wasser hinzu, bis eine starke Verdünnung eingetreten war. Nun erst ließ ich die Flüssigkeit erkalten. Langsam wurden die Objekte dann in reines Wasser gebracht und

entweder in Glyzerin eingeschlossen oder die Alkoholreihe vorsichtig emporgeführt, um in Canadabalsam eingebettet zu werden. Ich bevorzugte meist die letztere Methode, da die Objekte durch das Benzol aufgehellt und so zum Zeichnen geeigneter wurden und im übrigen auch eine ungleich größere Haltbarkeit besaßen.

I. Hylecoetus dermestoides L.

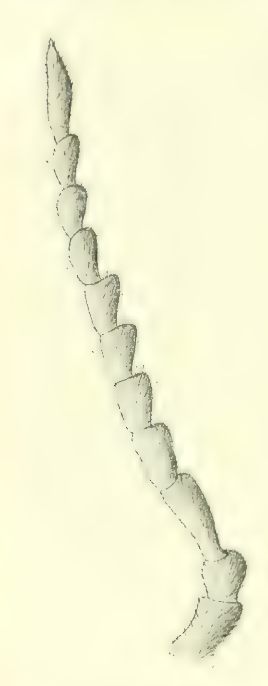
Die Imago des *Hylecoetus dermestoides* besitzt einen langgestreckten, walzenförmigen Körper, der ungefähr fünf- bis sechsmal so lang als breit ist. Der Körper ist über und über mit sehr feinen Härchen bedeckt, die am Kopf und Thorax größer sind als am Abdomen. Der große rundliche Kopf wird etwas gesenkt getragen. Die Augen sind klein und von runder Gestalt. Die Flügeldecken sind lang, fast gleichbreit und hinten etwas abgerundet. Sie bedecken die häutigen Flügel und das Abdomen nicht völlig. Die Käfer sind recht verschieden gefärbt, so daß man mehrere Unterarten unterschieden hat. Während das Weibchen fast stets bis auf die schwarzen Augen einfarbig ockergelb oder rötlichgelb ist, variiert das Männchen in der Farbe der Flügeldecken. Kopf und Thorax sind meist schwarz gefärbt. Die Flügeldecken sind nun entweder auch schwarz — dann handelt es sich um *H. morio* — oder bräunlichgelb mit schwarzen Spitzen — *H. marci* —. Exemplare mit schwarzem Kopf und Thorax, aber völlig gelben Flügeldecken, die Fabricius als *Lymexylon proboscideum* bezeichnet, habe ich nie gesehen, obwohl ich mehrere Hundert *Hylecoetus* gesammelt habe. Zwischen den Varietäten *morio* und *marci* finden sich zuweilen Übergänge, indem die schwarzen Exemplare oft an der Schulterpartie seltener auch in der hinteren Hälfte der Flügeldecken gelblich sind. Ferner variieren diese Formen auch in der Größe. *H. morio* differiert von 5—13 mm, *marci* von 10—14 mm, das Weibchen von 9—19 mm.

Das wichtigste Unterscheidungsmerkmal zwischen Männchen und Weibchen geben aber die Maxillarpalpen ab. Ich will daher im folgenden die Mundgliedmaßen einer genaueren morphologischen und histologischen Beschreibung unterziehen.

Die Antennen des Hylecoetus dermestoïdes.

Die Antenne ist im männlichen und weiblichen Geschlecht gleich ausgebildet (Textfig. 1). Sie ist von fadenförmiger Gestalt, auf einer Seite stark gesägt, baut sich aus elf Gliedern auf und hat eine durchschnittliche Länge von 2 mm. Am Kopfe inseriert der Fühler so, daß die gesägte Seite nach unten getragen wird. Die einzelnen Glieder

variieren sehr in der Größe; gewöhnlich ist das dritte und elfte am längsten. Der Querschnitt der Glieder ist rundlich bis oval. Während die ersten beiden Glieder allseitig eine sehr große Anzahl starrer Borsten tragen, die wohl als Schutzorgane zu deuten sind, sind die übrigen Glieder fast nur auf der ungesägten Seite, die im Leben nach oben getragen wird, mit derartigen Borsten besetzt (Taf. XXX, Fig. 1 *sch*). Verstreut finden sie sich natürlich auch sonst auf den einzelnen Gliedern. Auch hier würde ihnen besonders eine Schutzfunktion zuzusprechen sein, da sie die gleich zu erwähnenden schwächeren Haare vor der Berührung mit fremden Gegenständen bewahren. Außer diesen starken Borsten trägt vor allem die distale Seite eines jeden Gliedes kleine kegelähnliche blasse Haare (Taf. XXX, Fig, 1 *sk*). Je mehr man sich der Spitze des Fühlers nähert, um so zahlreicher werden diese blassen Kegel. Unter ihnen stehen dann noch größere haarartige Borsten (Taf. XXX, Fig. 1 *sh*). Im Gegensatz zu den blassen Kegeln ist das Chitin der größeren Haare und Borsten gelb bis braun. Diese verschiedenen Formen der Haare zeigen bei fast jeder Färbung an ihrer Basis einen dunklen Ring (Taf. XXX, Fig. 1 *r*); an dieser Stelle ist offenbar das Chitin weicher, nimmt also den Farbstoff leichter auf und stellt somit eine Art falsches Gelenk vor, mit Hilfe dessen sich das Haar bewegen kann. Ebenso ist das Chitin immer an der Stelle, wo ein Glied dem anderen aufsitzt, weicher und dadurch biegsamer (Taf. XXX, Fig. 1 *ch*). Die in dem Fühler vorhandenen Muskeln bewegen ihn in jeder Richtung



Textfig. 1.

Fühler von *Hylecoetus derm.* ♂ III. 2. 152. (Verkl. 1/2.)

In die Antenne treten neben einem großen Tracheenstamm (Taf. XXX, Fig. 1 *tr*) starke Nerven ein. Den Hauptstamm (Taf. XXX, Fig. 1 *n*) sieht man von der Basis bis zur Spitze der Antenne durch alle Glieder deutlich hindurchgehen. In jedem einzelnen Glied gibt er nach allen Seiten verschieden starke Äste ab, die sich auffasern und an die Ganglienzellen herantreten. Von dem Kern der nicht immer deutlich umgrenzten Ganglienzelle sieht man distal die Neurofibrille bis in die Spitze der Sinneshaare gehen. Außer den großen starren

Schutzborsten werden alle Sinneshaare und Kegel innerviert. Die Neurofibrille tritt durch den Porenkanal, dem das Sinnesorgan aufsitzt, ein und verläuft in spiraligen Windungen bis zur Spitze (Taf. XXX, Fig. 1 *nf*).

Ich werde später noch näher auf den Verlauf der Nervenfasern eingehen.

Die Maxillarpalpen.

Die Maxillarpalpen des *Hylecoetus* zeigen im männlichen und weiblichen Geschlecht einen durchaus verschiedenen Aufbau. Während das Weibchen einen einfach gebauten Kiefertaster besitzt, ist er beim Männchen höchst kompliziert. Ich will zuerst eine Beschreibung des weiblichen Tasters geben (Textfig. 2). Dieser setzt sich aus vier Gliedern zusammen, von denen das letzte am größten ist. Die durchschnittliche Länge beträgt 0,75 mm. Die ersten drei Glieder sind mit großen Borsten dicht besetzt. Dagegen trägt das vierte Glied am distalen Ende wieder eine große Menge kleiner blasser Kegel, die von Nerven versorgt werden (Textfig. 2 *sk*).



Textfig. 2.
Fühler von *Hylecoetus derm.* ♀
III. 2. 152. (2/3.

In schroffem Gegensatz zum weiblichen Taster steht der männliche. Die erste ausführliche Beschreibung von ihm findet sich meines Wissens in der »vollständigen Naturgeschichte der schädlichen Forstinsekten« von Bechstein-Scharfenburg (2). Man liest dort S. 224 unter *Lymexylon proboscideum* das Folgende:

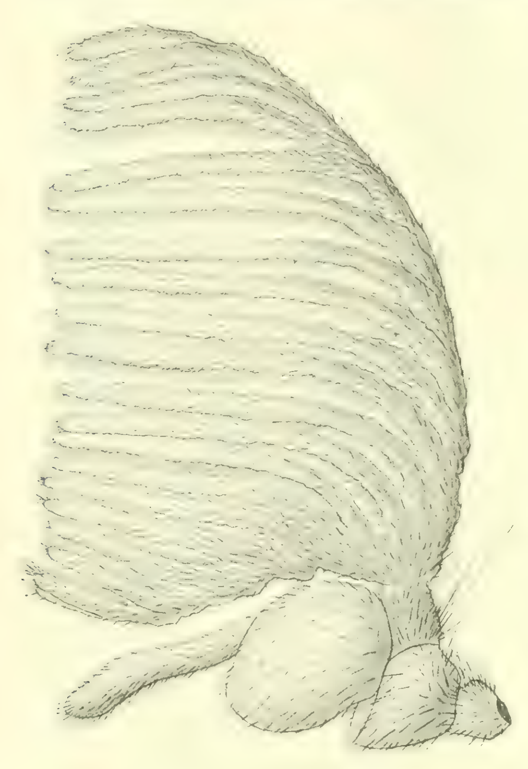
»Die zwei Freßspitzen sind schwarz, mit einer federbuschartigen und also recht sonderbar gestalteten, großen, an der Wurzel durchblätterten und an der Spitze gekräuselten Kolbe oder Ansatz versehen. Dieser Federbusch, womit das äußerste Glied der Freßspitze gezieret ist, ähnelt dem Federbusch der Federbuschpolypen. Er gibt dem Kopf das Ansehen, als wenn er einen starken Schnurrbart hätte.«

Die Autoren scheinen sich aber noch nicht recht klar über das Tier zu sein, denn sie führen in Parenthese an: »Dies Insekt, an dem Linné Ähnlichkeit fand mit dem *Carabus buprestoides*, soll nach Professor Hellwig und einer Rezension in der allgemeinen Literaturzeitung das Männchen von dem oben beschriebenen *Cantharis* (*Lymexylon*) *dermestoides* sein.«

Ratzeburg (52) beschreibt in seinen »Forstinsekten« I, S. 36 die Maxillarpalpen folgendermaßen:

»Taster viergliedrig, beim Weibchen das letzte Glied abgestutzt, beim Männchen außerordentlich groß und vorragend: das letzte Glied außerordentlich groß, doppelt gekämmt, mit einem abgesonderten, lang vorragenden Kammzahne.«

Sturm (65) gibt in seiner »Fauna Deutschlands« neben einer kurzen Beschreibung auch ein paar Abbildungen, die aber den Tatsachen nicht entsprechen. So bietet die Figur von der männlichen Palpe ein absolut falsches Bild. Nach Sturm ist der Kinnladentaster dreigliedrig; das erste und zweite Glied kurz und kleiner als das dritte linsenförmige, welches innen noch mit einem einfachen, blättchenförmigen Anhängsel, außen aber mit einem Büschel quastenartig zusammenhängender, schmaler, länglicher Blättchen besetzt ist. In seiner Totalzeichnung vom Kopfe läßt er die Maxillarpalpen so getragen werden, daß die Öffnungen des dritten linsenförmigen Gliedes einander zugekehrt sind.



Textfig. 3.
Taster von *Hylecoetus derm.* ♂. III. 2. 152. (2/3.)

Westwood (69) erwähnt als Charakteristikum der Lymexyloniden die Maxillarpalpen der Männchen, die mit sehr bemerkenswerten Anhängen ausgestattet seien. Die funktionelle Bedeutung derselben kenne man noch nicht.

Die Pfeilsche (45) Arbeit: »Bemerkungen über die Gattung *Hylecoetus*« enthält nur das, daß sich Männchen und Weibchen durch die abweichende Form der Kiefertaster voneinander unterscheiden, die bei dem Männchen derart gestaltet sind, daß an das zweite Glied ein aus 20 Gabeln zusammengesetzter quastenförmiger Büschel angefügt ist. Die beigegebene Zeichnung ist ziemlich ungenau.

Strohmeyer (64) endlich erwähnt in seiner Arbeit von den Maxillarpalpen nichts.

Ich möchte nunmehr selbst zu der Beschreibung des männlichen Kiefertasters übergehen.

Die Maxillarpalpe des männlichen Käfers besteht ebenfalls aus vier Gliedern (Textfig. 3, Tafel XXXI, Fig. 6*a*, 6*b*). Die ersten drei haben eine mehr oder weniger schüsselförmige Gestalt, besonders das zweite und dritte. Das dritte Glied inseriert direkt in der Höhlung des zweiten. Das vierte Glied ist von kolbenförmiger Gestalt und entspringt an einem ausgußartigen Vorsprung auf der Innenseite des dritten (Textfig. 4). Alle vier Glieder sind reich beborstet. Das zweite Glied trägt einen merkwürdigen Ansatz. Dieser besteht aus zwei Stämmen, die in einem Winkel von ungefähr 110° gegen einander geneigt sind. Sie verschmelzen beide an ihrer Basis zu einem kurzen Hauptstamm, der dem zweiten Palpenglied aufsitzt. An den beiden Stämmen sitzen nun wieder im ganzen 20 Paare von Seitenästen, die biserial angeordnet sind. Diese tragen ihrerseits sehr zahlreiche Sinneshaare, die alle nach der Innenseite der Palpe gerichtet sind. Auf der Außenseite der Seitenäste stehen Schutzborsten.



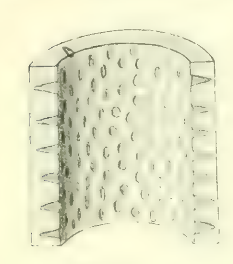
Textfig. 4.

Drittes und viertes Glied des ♂ Tasters von *Hylecoetus derm.* von vorn. IV. 2. 152. (2/3.)

Das erste und zweite Glied der Maxillarpalpe tragen mehrere sehr große, starre Borsten, ebenso das dritte. Das vierte, kolbenförmige Glied ist mit einer Menge kleiner Haare und Borsten besetzt.

In die Maxillarpalpe tritt wieder ein starker Nerv ein, der auch durch den oberen Teil des dritten Gliedes in das vierte hinein verläuft. Im zweiten Glied macht er einen Knick und geht ungefähr im rechten Winkel in den baumförmigen Ansatz hinein. Der Hauptstamm des Nerven läuft in dem Hauptstamm des Ansatzes entlang und gibt in alle Seitenäste Abzweigungen ab. Wenn man einen Längsschnitt durch einen solchen Seitenast anfertigt, erhält man ungefähr das Bild, das in der etwas schematisierten Fig. 2 auf Taf. XXX wiedergegeben ist. In der Mitte verläuft der Nerv (*n*), der nach den Sinneshaaren (*sh*)

Äste abgibt. Man sieht meistens sehr deutlich den Kern (*gk*) der Ganglienzelle, die oft verschwommen ist. Von dem Kern der Ganglienzelle sieht man wieder deutlich die Neurofibrille (*nf*) in das Sinneshaar eintreten und in spiraligen Windungen bis zur Spitze verlaufen. Ein ähnliches Bild erhält man auf einem Querschnitt durch einen Seitenast der Palpe (Taf. XXX, Fig. 3). Vergrößert man ein Sinneshaar der Palpe etwa 1200fach, so bekommt man ein Bild, das in Textfig. 5 wiedergegeben ist. Das Haar zeigt auf seiner Innenfläche eine Unzahl grubenartiger Eindrücke, die nicht ganz bis zur Außenwand reichen. Offenbar wird dadurch die Geruchsperzeption bedeutend erleichtert.



Textfig. 5.
Längsschnitt durch ein Sinneshaar vom männlichen Taster des *Hylecoetus derm.* V. $^1/_{12}$ Öl-Immers. ($^2/_3$.)

Besonderes Interesse verdient noch das dritte stark schüsselförmige Glied der Maxillarpalpe. Zunächst ist das Chitin der Innenwand der Schüssel weicher als das der Außenwand, was man durch den ungleichen Erfolg beim Färben erkennen kann. Wenn man einen Querschnitt durch die Schüssel herstellt, herstellt, erhält man das Bild, das in Fig. 4 auf Taf. XXX wiedergegeben ist. Der Schnitt in dieser Figur hat die Schüssel etwas seitlich getroffen, so daß hier die Schüssel weniger stark gewölbt erscheint als in Wirklichkeit. Man sieht, wie von der Außenwand zur Innenwand große, quergestreifte Muskelbündel verlaufen, die an das Chitin strahlenartig angreifen. Sie dienen augenscheinlich dazu, die Wölbung der Schüssel zu vergrößern oder zu verkleinern. In den Muskeln sieht man lange Kerne. Um die Muskeln herum liegt eine deutliche Scheide mit zahlreichen Kernen. Ferner finden sich in der Schüssel mehrfach Tracheenverzweigungen, die die Muskeln umspinnen.

Die Wandung der Schüssel zeigt eine polyedrische Felderung (Textfig. 6).

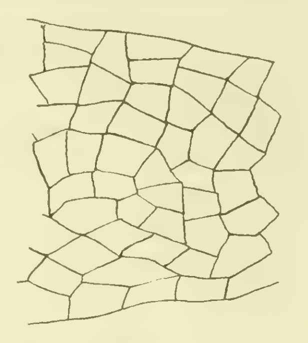
Welchen Zweck die Schüssel eigentlich hat, ist mir nicht recht klar geworden. Bei solchen Tieren, die eben frisch geschlüpft sind, oder bei Puppen, die noch in einer häutigen Hülle stecken, sieht man, wie der Ansatz des zweiten Gliedes gewissermaßen in die Schüssel eingeschlagen wird und also geschützt werden könnte. Ich habe aber bei ausgewachsenen Käfern nie beobachten können, ob hier die Funktion der Schüssel die gleiche ist.

Die ganze Palpe ist am Kopf des Insektes so inseriert, daß sie gewissermaßen vor dem Tier hergetragen wird. Dabei ist der größere Stamm nach unten gerichtet, das schüsselförmige dritte und kolben-

artige vierte Glied nach oben. Beim Laufen und Fliegen werden die Äste des Ansatzes gespreizt getragen, so daß die Luft hindurchstreichen kann.

Nach der hier gegebenen Darstellung handelt es sich offenbar um ein hochentwickeltes Sinnesorgan der männlichen Tiere. An der Hand der histologischen Befunde läßt sich nur schwer eine Deutung des Organs geben. Die Literatur über diesen Gegenstand ist sehr umfangreich.

Ich möchte mit ein paar Worten auf die hierher gehörenden Arbeiten eingehen. Seit alten Zeiten haben sich die Forscher mit der Frage nach dem Vorhandensein von Sinnesorganen auf den Antennen und Maxillarpalpen im speziellen, wie auf den Mundwerkzeugen im allgemeinen beschäftigt. Konnte man doch bei vielen Insekten ohne weiteres beobachten, daß sie ihre Fühler und Taster bewegten und offenbar irgendwelche Eindrücke wahrnahmen, durch die sie wieder zu den verschiedensten Reaktionen veranlaßt wurden. Man war sich lange nicht darüber klar, welches Organ man dort suchen sollte. So kam es, daß fast jeder Forscher seine eigene Ansicht von der Funktion der Antennen und Palpen hatte. Diese Vermutungen und Spekulationen bekamen erst einen realen Hintergrund, als man das Experiment zu Hilfe nahm. Daß die Anordnung der Versuche, insbesondere die der Lebensbedingungen, unter denen die betreffenden Objekte die Experimente über sich ergehen lassen mußten, nicht gerade immer den natürlichen Verhältnissen entsprach, und daß daher die Versuche zu keinem positiven Resultate führten, mag nicht unerwähnt bleiben.



Textfig. 6.
Struktur des Chitins am dritten Palpenglied von *Hylecoetus derm.* ♂. IV. 6. 152. (4/5.)

Über die große Zahl der Arbeiten, die über dieses Thema bis zum Jahre 1880 erschienen sind, hat KRAEPELIN (27) eine ganz vorzügliche kritische Studie veröffentlicht, in der er unsere Kenntnis über die Geruchsorgane der Gliedertiere bis zu diesem Jahre zusammenstellt. Er zeigt uns, daß die älteren Autoren mit fast naiven Analogieschlüssen auf den Gedanken kamen, »daß ein paariges Organ zu beiden Seiten des Kopfes, wie es die Fühler darstellen, notwendigerweise ein Gehörorgan oder eine völlig paarig gewordene Nase sein müsse.« Andre Autoren, wie z. B. JOSEPH, verlegten den Sitz des Geruchsorganes an

die Eingänge der Tracheen, die Stigmata. Danach müßte *Nepa* das Geruchsorgan am After haben. Die Sinneswerkzeuge treten in verschiedenen Formen auf. KRAEPELIN unterscheidet mit HAUSER folgende Formen:

1. Blasse, zapfenförmige Chitinhaare auf der Oberfläche der Fühler, die an der Spitze wahrscheinlich durchbohrt sind.

2. In grubenartigen Vertiefungen der Fühler stehende Nervenstäbchen (ohne Chitinumhüllung), welche direkt mit einer darunter befindlichen Ganglienzelle in Verbindung stehen. Diese Gruben sind entweder einfache, d. h. mit nur einem Riechstäbchen ausgestattete, oder zusammengesetzte. Diese Gruben sind teils offen, teils geschlossen mit einer dünnen Membran überspannt, unter deren Wölbung das Riechstäbchen endigt.

3. Kurze, dicke, nur wenig in die Oberfläche des Fühlers eingesenkte und über dieselbe sich erhebende, an der Spitze durchbohrte Chitinkegel, in deren Basis von innen her ein sehr eigentümlicher, mit zierlichen Stäbchenkränzchen versehener und einer Riesenganglienzelle aufsitzender Nervenstift frei hineinragt, jederseits von einer »Geißelzelle« flankiert.

4. Rundliche oder spaltenförmige, von einer durchlöcherten Chitinmembran überdeckte Gruben mit ganz ähnlichen Nervenstiften, wie die unter 3. erwähnten, aber an Stelle der Geißelzellen mit einer »membranbildenden«, sich vorn verbreiternden Zelle.

KRAEPELIN kann die von HAUSER beobachteten Organe nicht in allen Fällen bestätigen, besonders nicht in histologischer Hinsicht. Er glaubt, daß HAUSERS Präparate oft geschrumpft gewesen sind.

KRAEPELIN führt die große »im Obigen skizzierte Mannigfaltigkeit der Fühlergebilde auf einen einzigen, allen gemeinsamen Grundtypus, auf ein mehr oder minder entwickeltes, frei oder vertieft stehendes Haargebilde zurück, welches vermittelst eines weiten Porenkanals mit einer vielkernigen Ganglienzelle in Verbindung steht. Letztere sendet nur einen verhältnismäßig zarten Nervenfaden (Achsenstrang) durch den Porenkanal in das Haar, derselbe wird aber von Epithelzellen umschlossen, welche den Porenkanal auskleiden«.

Wie nun eigentlich mit den verschiedenen Modifikationen des Sinneshaares ein Geruch perzipiert wird, darüber sind die Forscher durchaus nicht einer Meinung. So sagt KRAEPELIN S. 26 seiner Studie: »Zur Perzeption von Geruchseindrücken gehört zunächst und vor allem ein Nervenendapparat von der Beschaffenheit, daß die zu riechende Substanz direkt mit demselben in Berührung kommt. Es kann sich

daher nur um Gebilde aus nervöser Substanz handeln, welche entweder von einem Chitinrohr umschlossen sind und nur an der durchbohrten Spitze desselben mit der Umgebung in Verbindung stehen oder aber als freie Fäserchen zutage treten. Für Lufttiere ist als weitere Vorbedingung zum Riechen eine oberflächliche Lage des perzipierenden Apparates, bzw. wo diese Bedingung nicht erfüllt wird, eine Vorrichtung erforderlich, welche in genügender Weise für Bewegung der Luft sorgt und so das Hinzutreten eines sich geltend machenden Riechstoffes zum Nerven garantiert.«

In ähnlicher Weise, wie Kraepelin über die vor 1880 erschienenen Arbeiten berichtet, referiert Röhler (56) über die bis 1905 veröffentlichten Untersuchungen. Besonders hervorheben möchte ich nur die Arbeiten von vom Rath (50, 51), der seine Objekte mit der Methylenblau- und Chromsilbermethode behandelte. In einzelnen Fällen, so besonders bei *Astacus fluviatilis* und *Niphargus puteanus*, bietet er geradezu glänzende Bilder von den in die Sinneshaare eintretenden Nervensträngen. Zuweilen kann er die schwarz imprägnierte Fibrille bis in die Spitze der Haare verfolgen.

Während nun Retzius (Biolog. Untersuchungen, Neue Folge I, Stockholm 1890; IV, 1892) bei Anwendung der Methylenblaufärbung fand, daß sich z. B. in der Haut von *Palaemon* kurz nach der Häutung die Nervenfasern in geradezu staunenswerter Menge verzweigten, konstatierte vom Rath gerade das Gegenteil. Ferner beobachtete Retzius, daß die Nerven sich nach den zahlreichen Randborsten hinzogen. »Dort blieben sie aber nicht an der Basis der Borsten, sondern drangen in die Anhänge hinein und durchzogen unter reichlicher Verzweigung die weiche Substanz derselben bis an das Ende dieser Substanz.« In dieser Weise sei jeder Anhang von feinen Nervenfäserchen durchsponnen.

Vom Rath hat mit der Methylenblaufärbung und der Chromsilbermethode übereinstimmende Resultate erhalten und zwar bei Krustern, Insekten und Myriapoden. Er formuliert das Ergebnis seiner Untersuchungen wie folgt:

»Jede Sinneszelle schickt einen kürzeren distalen Fortsatz in das Sinneshaar und einen längeren proximalen Fortsatz nach dem Centralorgan, welch letzterer aber keineswegs mit einer Ganglienzelle des Centralorgans in direkter Verbindung tritt, er läuft vielmehr frei aus mit Bildung einer meist feinen Endverzweigung. In den Verlauf jeder Faser ist daher immer nur eine Zelle (Sinneszelle) eingeschaltet, und nicht, wie bisher angenommen wurde, eine centrale Ganglienzelle und eine periphere Sinneszelle.«

Röhler beschäftigt sich nach seinem Literaturreferat im speziellen Teile seiner Arbeit mit den Sinnesorganen von *Tryxalis nasuta* L. und *Musca vomitoria*. Seine Resultate interessieren uns aber hier weniger, so daß ich mich mit der Erwähnung der Arbeit begnügen kann.

Von den mannigfachen bekannten Formen der Sinnesorgane finden wir bei *Hylecoetus* nur die kegel- und haarförmigen ausgebildet. Es besteht also zwischen den beiden Geschlechtern, soviel sich aus den Präparaten entnehmen läßt, bezüglich der einzelnen Sinnesorgane nur ein quantitativer Unterschied. Nach aller Wahrscheinlichkeit handelt es sich hier um ein chemisches Sinnesorgan, das zur Aufnahme von mit der Luft herbeigeführten Riechstoffen bestimmt ist. Mit dem Geruchsorgan der Wirbeltiere kann es natürlich nicht ohne weiteres verglichen werden.

Die Biologie der Imago.

Hylecoetus dermestoides hat schon des öfteren das Interesse der Biologen, insbesondere das der Forstleute erregt. Die einzelnen Forscher sind aber zu recht verschiedenen Ergebnissen gelangt. Ich möchte daher in kurzen Zügen die betreffenden Arbeiten charakterisieren.

Nach Ratzeburg (52), »Forstinsekten« I, S. 37, ist die Flugzeit im Frühling gleich nach dem Ausschlagen der Buchen. Zu dieser Zeit fand Ratzeburg sie in verschiedenen Jahren um das Buchenlaub schwärmend und sich begattend. »Herr Warnkönig sah sie auch an Fichten sowie an geschlagenem Bauholze fliegen« und vermutet, daß sie auch aus ganz frischen Tannenstöcken schlüpfen.

Westwood (69) erwähnt in seiner »introduction to the modern classification of insects« unter der Familie der Lymexyloniden, die er als »serricorn« bezeichnet, auch die Gattung *Hylecoetus*, die lange Zeit als eine »britische Species« gegolten hätte. Die biologischen Momente, die er von der Imago anführt, sind ziemlich spärlich. Ein Gewährsmann von Westwood, M. T. Desvignes, sah sie rund um alte Birken fliegen, auf die sie sich niederließen und auf deren Rinde sie dann schnell auf- und abliefen.

Sturm (65) erwähnt in seiner Fauna Deutschlands von der Biologie der *Imago* nichts.

Pfeil (45) bringt auch nichts sonderlich Neues an biologischen Momenten. Die entwickelten Käfer fliegen Mitte bis Ende Mai und begatten sich außerhalb der bewohnten Stubben. Die Weibchen legen die Eier entweder in die Spalten der Rinde noch ziemlich frischer Stubben

oder in die schon vorhandenen älteren Bohrlöcher von *Hylecoetus* und vielleicht auch in die Bohrlöcher mehrerer *Bostrichus*-Arten.

Alle die erwähnten Angaben, die in vielen wesentlichen Punkten auseinandergehen, veranlassten mich, die Biologie dieses interessanten Käfers genau nachzuprüfen, um eventuell noch mehr aufzuklären. Ich gebe daher im folgenden das Resultat meiner Beobachtungen wieder, die ich während der letzten drei Jahre anstellte.

Wie ich schon am Anfang meiner Arbeit erwähnte, fand ich *Hylecoetus dermestoides* in größerer Menge in einem alten Eichenstumpf im Altenburger Kammerforst. Der Stumpf stand in einem Graben von ungefähr $1^3/_4$ m Tiefe und war in Höhe des Grabenrandes abgeschlagen Die eine Seite des Stammes nach der Grabenmitte zu war über und über mit Bohrlöchern bedeckt. Wie ich von dem entomologischen Verein »Fauna« in Leipzig erfuhr, war dies das erstemal, daß *Hylecoetus dermestoides* in der weiteren Umgebung Leipzigs in größerer Menge angetroffen wurde. Die Imagines lagen zwischen Kernholz und Rinde mit dem Kopf der Öffnung zu. Man konnte die Käfer leicht herausnehmen. Manche zogen sich allerdings auch beim Ablösen der Rinde in das Innere des Ganges zurück.

Im nächsten Jahre waren die Käfer in diesem Stumpfe nicht mehr anzutreffen. Offenbar hatten die wenigen zurückgebliebenen Exemplare infolge der Entfernung der Rinde den Winter nicht überdauern können. Außerdem fand ich, daß in der Zwischenzeit Ameisen den Stumpf zu ihrem Wohnsitze erkoren hatten, und ich habe später stets beobachtet, daß Ameisen und *Hylecoetus* nebeneinander nicht vorkommen. Ich fand dann im Sommer 1910 im Harz den Käfer wieder und zwar ebenfalls in größerer Zahl. Obwohl ich nun hier mit dem Ablösen der Rinde sehr vorsichtig zu Werke ging und bei weitem nicht alle Käfer herausnahm, fand ich doch im nächsten Frühjahr auf dem ganzen Buchenschlag nur zwei Imagines und mehrere ausgewachsene Larven. In einiger Entfernung hiervon lag ein zweiter Buchenschlag, der sich wieder infiziert zeigte. Hier hatte ich Gelegenheit, meine Beobachtungen zu wiederholen.

Sobald der Käfer sich also aus der Puppenhülle befreit hat, liegt er je nach der Wetterlage noch einige Tage im Gange entweder nahe bei der Öffnung oder weiter nach dem Innern zu. Bei schönem, warmem Wetter kriecht er hervor und fliegt sofort davon.

Man trifft beide Geschlechter fliegend an, die Männchen jedoch häufiger als die Weibchen, die meist auf Stämmen und Stümpfen in der Nähe herumlaufen. Die Männchen fliegen in schräg aufgerichteter

Stellung mit emporgehobenem Kopf und weit auseinandergespreizten Maxillarpalpen umher. Die Palpen wirken offenbar wie eine Reuse, durch die die Luft hindurchstreicht. Wenn man die Männchen auf Stämmen umherlaufend antrifft, so sieht man ganz deutlich, wie sich die Palpen ausbreiten, ständig in zitternder Bewegung sind und richtig vor dem Kopf hergetragen werden. Man kann leicht auf die Vermutung kommen, daß die Männchen die Weibchen suchen. Wenn die beiden Geschlechter einander getroffen haben, versucht das Männchen den Rücken des Weibchens zu besteigen und gibt sich große Mühe, seinen Penis in die Vagina des Weibchens einzuführen. Das Weibchen krümmt hierbei seine weit vorgestreckte Legescheide nach oben. Allzu schnell gelingt ihnen aber die Copulation nicht, im Gegenteil, beide Tiere strengen sich oft sehr lange vergeblich an. Sehr oft verliert das Männchen den Halt auf dem Rücken des Weibchens und fällt herunter, oft läuft auch das Weibchen kurzerhand davon und legt seine Eier ab, ohne daß sie befruchtet sind.

Als besonders wichtig möchte ich noch erwähnen, daß ich niemals eine Nahrungsaufnahme beobachten konnte. Im Darm fand ich nie etwas anderes, als eine klare, durchsichtige Flüssigkeit, die auch unter dem Mikroskop keine weitere Differenzierung erkennen ließ.

Die durchschnittliche Lebensdauer der Imago schwankt zwischen 2—4 Tagen nach dem Verlassen des Fraßganges. Dabei sind die Männchen im allgemeinen kurzlebiger als die Weibchen, die ja nach der Copula noch das Geschäft der Eiablage zu erledigen haben.

Experimentelle Biologie der Imago.

Da die männlichen und weiblichen Käfer hinsichtlich ihrer Palpenausbildung in morphologischer wie histologischer Beziehung so große Unterschiede aufweisen, war es für mich naheliegend, die Funktion der Maxillartaster durch das Experiment festzustellen.

Wie schon erwähnt wurde, sieht man die männlichen Käfer besonders lebhaft umherlaufen. Dabei werden die Maxillarpalpen vor dem Kopfe hergetragen; sie sind in ständiger vibrierender Bewegung. Ich brachte eine gleiche Anzahl Männchen und Weibchen, von beiden zwei oder drei Exemplare, in einen größeren mit Gaze bespannten Kasten von ungefähr $^1/_4$ qm Bodenfläche und $^3/_4$ m Höhe. Die Tiere befanden sich dabei in vollem Tageslicht, so daß ich sie ungestört beobachten konnte. Waren die Tiere völlig intakt, so benahmen sie sich genau so lebhaft wie in der freien Natur. Den Männchen gelang es früher oder später, sich auf dem Rücken der Weibchen festzuhalten

und zu copulieren. Die Zeitdauer der Copulation betrug zuweilen 10—15 Minuten. Darauf liefen die Weibchen emsig umher, um einen geeigneten Platz zur Eiablage aufzufinden. Hatte ich vorher mehrere Rindenstücke in den Beobachtungskasten hineingelegt, so wurden diese bei der Eiablage bevorzugt.

Brachte ich normale Tiere in einen verdunkelten Raum, so saßen sie bald vollkommen ruhig da, um ihr emsiges Umherlaufen wieder aufzunehmen, sobald sie das Tageslicht von neuem traf.

Ich schnitt nun einigen Männchen die Fühler ab, natürlich unter möglichster Vorsicht. Hatten sich die Tiere von dem etwas rohen Eingriff erholt, was bei den einzelnen Exemplaren verschieden lange — zwischen $^1/_2$ und 1 Stunde — dauerte, so nahmen sie ihr Umherlaufen wieder auf, allerdings nicht mit der alten Lebhaftigkeit und Ausdauer. In mehreren Fällen gelang es mir auch hier, eine Copulation zu beobachten.

Schnitt ich dagegen den Männchen statt der Antennen die Maxillarpalpen ab, so konnte ich nie beobachten, daß sie lebhaft umherliefen oder gar copulierten. Im Gegenteil! In der Mehrzahl der Fälle wirkte der operative Eingriff so rasch, daß die Tiere nach wenigen Minuten auf dem Rücken lagen und starben. Dabei war es gleichgültig, ob die Fühler intakt waren oder nicht.

Schon Hauser (1880) gibt in seiner Arbeit an (S. 4 ff.), daß die Exstirpation der Antennen von verschiedenen Insekten in verschiedener Weise ertragen wird. Manche können nach der Operation noch monatelang leben, andere gehen nach wenigen Tagen zugrunde. Um daher keine falschen Resultate zu erhalten, muß man die operierten Tiere mehrere Tage ruhen lassen. So konnte Hauser von 20 operierten *Pyrrhocoris apterus* 15 Tiere über 4 Wochen lang völlig munter erhalten.

Da bei unserem *Hylecoetus* die Lebensaufgabe der Imago nur in der Copulation besteht, so ist dementsprechend die Lebensdauer selbst sehr kurz, sie beträgt meist nur wenige Tage. Es war also von vornherein zu erwarten, daß die Tiere sich von einem operativen Eingriff nicht so leicht erholen würden.

Ich versuchte es daher, die Fühler bzw. die Kiefertaster mit heißem Paraffin zu bestreichen. Ich konnte dann konstatieren, daß die mit Paraffin überzogenen Organe ausgeschaltet wurden. Da ich nun aber in keinem Falle das Paraffin wieder ablösen konnte, ohne die betreffenden Mundgliedmaßen erheblich zu verletzen, so vermochte ich nicht festzustellen, ob nach Entfernung des Paraffins die Organe ihre Funktion wieder aufnahmen.

Ich versuchte es auf ähnliche Weise noch mit Emaillelack, den ich mit Terpentin wieder ablöste. Aber auch in diesem Falle erhielt ich keine genaue Reaktion.

Schließlich probierte ich es mit einer konzentrierten Lösung von Mastix in 96%igem Alkohol. Bestrich ich mit Hilfe eines feinen Pinsels die Maxillarpalpen mit dieser Lösung, so verdunstete der Alkohol rasch, und die Palpen wurden mit einer feinen Mastixschicht überzogen. Außerdem klebten die einzelnen Blättchen der Palpe meist aneinander. Brachte ich die so vorbehandelten Männchen mit normalen Weibchen zusammen, so konnte ich keine Copulation beobachten, selbst wenn die Männchen in der Überzahl vorhanden waren, mithin der Fall des Begegnens beider Geschlechter leichter eintreten konnte. Die Männchen saßen vielmehr meistens ruhig da.

Ich versuchte nun bei solchen Männchen nach Verlauf einiger Zeit zuweilen mehrerer Stunden, die Mastixschicht wieder abzulösen, und zwar dadurch, daß ich die Palpen mehrere Male mit reinem 96%igen Alkohol bestrich.

Es gelang mir auch meistens, die Mastixschicht abzulösen. Die Tiere saßen dann einige Zeit ruhig da, wurden allmählich lebhafter und liefen schließlich mit gespreizten Palpen umher. In mehreren Fällen konnte ich auch bei derartig behandelten Tieren eine Copulation beobachten. Die Maxillarpalpen hatten also offenbar ihre Funktion wieder übernommen.

Ich bestrich nun auch die Antennen und ließ die Palpen frei. Hier trat eine ganz schwache Reaktion ein, indem die Tiere sich etwas weniger lebhaft gebärdeten als sonst. Bestrich ich sowohl Palpen als auch Antennen, so versagten die Tiere vollkommen.

Schließlich brachte ich noch in den Beobachtungskasten mehrere Gläschen mit einer Zuckerlösung oder Syrup. Oder ich bestrich das Holz mit diesen Lösungen oder hing damit getränkte Fließpapierstreifen auf. In keinem Falle konnte ich eine Reaktion beobachten. Die Tiere liefen über die Lösungen hinweg, ohne sich darum zu kümmern. Nie fand eine freiwillige Nahrungsaufnahme statt. Wenn ich die Mundgliedmaßen mit einem Tropfen Syrup bestrich, wurde der Tropfen zwar allmählich aufgenommen, aber die Tiere gingen dann sehr bald ein und der Darm zeigte sich sonderbar aufgetrieben.

Aus meinen biologischen Experimenten, die ich im Verlaufe dreier Jahre anstellte, geht mit ziemlicher Sicherheit hervor, daß die Maxillarpalpen für die männlichen Käfer von größter Wichtigkeit sind.

Wie z. B. bei einzelnen Schmetterlingen die männlichen Tiere

durch den Besitz großer, gekämmter oder büschelförmiger Fühler ausgezeichnet sind, so sind die Männchen des *Hylecoetus dermestoides* mit den seltsam modifizierten Kiefertastern ausgestattet worden. Diese stellen also einen sekundären Geschlechtscharakter dar. Sie besitzen für das Geschlechtsleben der Tiere auch eine außerordentliche Wichtigkeit. Um es noch einmal kurz zu wiederholen: schaltet man die Kiefertaster aus, so sind — man kann es wohl mit größter Bestimmtheit erklären — die Tiere nicht in der Lage, die Weibchen aufzusuchen und die Copula auszuführen. Die Antennen treten bei den männlichen Tieren weit an Bedeutung zurück. Die Weibchen mit ihren einfachen Antennen und Palpen sind keineswegs so empfindlich wie die Männchen. Da die Imagines scheinbar keine andre Aufgabe haben, als für die Fortpflanzung zu sorgen und überhaupt keine Nahrung aufnehmen, so kommt eine anderweitige Verwendung der Sinnesorgane gar nicht in Frage.

Bau und Leben der Larve.

Wenn die männlichen und weiblichen Käfer die Copula vollzogen haben, so läuft das Weibchen geschäftig umher und tastet mit seiner Legescheide die Rinde ab. Hierbei sind die beiden Cerci, die am Ende der Legeröhre inseriert sind, in ständiger Bewegung und leisten mit ihren Borsten dem Weibchen beim Untersuchen des Bodens oder der Rinde sicher gute Dienste. Die Eier werden entweder einzeln oder in kleineren und größeren Haufen abgelegt. Bei der Eiablage werden berindete Stellen bevorzugt, da sie den Eiern Schutz bieten. Nie habe ich gefunden, daß Eier in alte Fraßgänge abgelegt wurden. Unbefruchtete Eier entwickelten sich niemals, sondern trockneten sehr bald ein. Als höchste Zahl von abgelegten Eiern eines Weibchens an einer Stelle wurden 126 Stück gezählt.

Das Ei von *Hylecoetus dermestoides* hat eine längliche walzenförmige Gestalt und ist von weißgelber Farbe. Die durchschnittliche Länge der Eier beträgt 1,5 mm, die Breite 0,31 mm. Die abgelegten Eier haften meistens infolge eines sie überziehenden klebrigen Sekretes zu mehreren aneinander. Sie entwickeln sich im Verlaufe von 10 bis 14 Tagen. Schon nach dem 2.—3. Tage kann man an den Eiern sogar makroskopisch die Anlage der Segmente sehen, nach dem 5.—7. Tage sieht man bereits die starken, dunkelchitinigen Mandibeln und auf jeder Kopfseite fünf schwarze Ocellen durchscheinen. In dieser Zeit sehen die Eier auffallend größer aus als in den ersten Tagen. Man kann dann eine Länge bis zu 1,5 mm beobachten. Bei oberflächlichem

Betrachten dieser Eier übersieht man, wie weit die Entwicklung schon fortgeschritten ist. Es mögen sich hieraus die Maßangaben erklären, die von den meinigen verschieden sind. In Fig. 8 auf Taf. XXXI kann man an mehreren der Eier deutlich den weißen Streifen auf dem Rücken erkennen, welcher der Anlage des Embryo entspricht. Die Aufnahme wurde direkt nach der Natur bei ungefähr zehnfacher Vergrößerung vorgenommen.

Im Zimmer schlüpfen die jungen Larven bereits nach 8—10 Tagen aus; im Freien dauert es zuweilen bis zu 14 Tagen. Die junge Larve (Taf. XXX, Fig. 5) setzt sich aus zwölf Segmenten zusammen. Der Kopf ist auffallend klein und stark chitinig. Vor allem fallen die großen Mandibeln auf. Die Maxille der Larve hat eine scheibenförmige Gestalt und trägt an ihrer Außenseite eine dreigliedrige Palpe. Die einzelnen Glieder nehmen nach der Spitze zu an Größe ab. Vereinzelt stehen auf den Gliedern größere Borsten, und nur das dritte Glied trägt an der Spitze ein ganzes Feld feiner blasser Sinneskegel (Textfig. 7). Das erste Thorakalsegment ist kapuzenförmig aufgetrieben, so daß der Kopf durch die stark ausgebildete Muskulatur förmlich in dasselbe zurückgezogen werden kann. Die drei Beinpaare sind wenig beborstet und unter den ersten drei Thorakalsegmenten inseriert. Das erste dieser Segmente ist auf dem oberen Rande mit starken Chitinhöckern und Zähnchen besetzt, genau wie auch die übrigen Segmente auf der dorsalen Seite schwächere Chitinzähne und Borsten aufweisen. Das letzte Segment ist scheibenförmig abgestutzt und am Rande von einer Chitinmauer umgeben, die Ähnlichkeit mit den Zinnen eines Turmes hat. Ferner sind auf der Scheibe ungefähr in der Mitte jederseits ein großer, starker Dorn und nach dem unteren Rande zu zwei weitere kleine Chitinhöcker, von denen zwei lange Borsten ausgehen, angebracht. Im übrigen trägt die Abdominalscheibe, wie ich sie nennen möchte, noch mehrere der-



Textfig. 7.
Maxille mit Taster der Larve von *Hylecoetus derm.* III. 2. 152. (2/3.)

artige lange Borsten, und ihr Chitin zeigt sich von vielen runden Poren durchsetzt. Dasselbe Segment zeigt auf der Bauchseite zwei Buckel, die ebenfalls Chitinzähnchen tragen. Zwischen ihnen liegt die Afteröffnung.

Die Biologie der Larve hat natürlich schon lange das Interesse von Forstleuten und Entomologen erregt. Trotzdem sind die positiven Resultate sehr spärlich. Meist ergehen sich die betreffenden Autoren in Vermutungen.

Ratzeburg (52) fand die Larven in faulendem und lebendem Holz. Als höchst auffallend bezeichnet er es, daß er schon in zwei Fällen die Larven in den Gängen von *Bostrichus domesticus* angetroffen habe, und so kommt er auf die Vermutung, die Larven des *Hylecoetus* benutzten diese Gänge bei ihrem Fraße und erweiterten sie nur, so wie sie wachsen und nicht mehr Platz darin finden. Sie gehen diesen Gängen überall nach, selbst bis in die Rinde hinein, so daß man leicht verführt werden kann, sie für die Larve des *Bostrichus* zu halten, da man sie immer mit dem Käfer von derselben Form zusammenfindet.

Westwood (69) beschreibt mit ein paar Worten die Gestalt der Larve, bringt aber an biologischen Punkten nichts.

Sturm (65) gibt in seiner »Fauna Deutschlands« ein paar Abbildungen und führt an, daß die Larve im Holze lebt, besonders in modernden Tannen- und Eichenstöcken.

Pfeils (45) Beobachtungen gehen dahin, daß die Larven kreuz und quer durch den Stamm ihre Gänge bohren. Diese haben ungefähr einen Durchmesser von $^1/_2$—$1^1/_4$ Linie und eine Länge von 2—3 Zoll. Die Larven zerbohren das Holz mit den starken und festen Mandibeln, die dem entwickelten Käfer völlig fehlen (!). Die lange hornige Spitze am letzten Körpersegment der Larve scheint nur die Bestimmung eines Nachschiebers zu haben. Die Entwicklung soll ein Jahr umfassen.

Die nächsten Jahre und Jahrzehnte bringen über die Biologie von *Hylecoetus dermestoides* nichts Neues.

Im Jahre 1878 findet sich in den »Annales de la société entomologiques de France« S. 127 ein Referat über eine Arbeit von Mathieu (48), der annimmt, *Hylecoetus dermestoides* sei ein Feind der Borkenkäfer und nähre sich von ihnen. Er führt auch Beweise für die angebliche Richtigkeit seiner Angaben an, deren Kritik sich aber hier erübrigt.

Auch die in den folgenden Jahren erschienenen Arbeiten weisen keine Fortschritte bezüglich der biologischen Kenntnisse auf.

Erst im Jahre 1907 erscheint eine ausführlichere Arbeit von Oberförster STROHMEYER (64) über die Lebensweise und Schädlichkeit von *Hylecoetus dermestoides.* STROHMEYER führt seine biologischen Beobachtungen an, indem er das Leben der Larve im Holze und vor allem das Zustandekommen der Fraßfigur schildert. Er illustriert seine Angaben durch einige Photographien, von denen ich besonders die einer Fraßfigur erwähnen möchte, da in der früheren Literatur darüber nichts zu finden ist.

Aus dem Gesagten ergibt sich, daß die Resultate der einzelnen Forscher sich in manchen Punkten sehr widersprechen. Ich stellte mir daher die Aufgabe, durch möglichst genaue Beobachtungen die Biologie der Larve nochmals eingehend zu untersuchen.

Ich konnte schon bei dem bloßen Anblick eines Stumpfes mit Sicherheit sagen, ob in ihm *Hylecoetus* vorhanden war oder nicht. In den Fällen nämlich, wo ich Tiere antraf, waren die Rinde und die Wurzeln, sowie der Boden am Fuße des Stumpfes mit feinem Bohrmehl mehr oder weniger dicht bestreut. Oft war es so reichlich vorhanden, daß man hätte glauben können, es rühre noch vom Sägen her, dazu war es aber viel zu fein und weiß. Das alte Sägemehl war meist durch den Regen und das lange Liegen zusammengebacken und von schmutzig gelbbrauner Farbe. Die Vermutung, daß man einen befallenen Stumpf vor sich habe, wurde auch bald bestätigt. Bei genauerem Hinsehen fand man in der Rinde sehr oft große Fluglöcher, oder man sah beim Ablösen der Rinde die Bohrlöcher im Kernholz. Aber auch ohne die Rinde abzulösen, konnte man sich von der Gegenwart des Käfers überzeugen. Beobachtete man nämlich längere Zeit die Rinde aus nächster Nähe, so sah man von Zeit zu Zeit aus einem kleinen Loch die Schwanzgabel der Larve hervorkommen, wie sie das Bohrmehl herausschaffte. Entblößte man den Stumpf von seiner Rinde, so fand man in großen Mengen die Bohrlöcher der Larven nebeneinander.

Ich fand die Larven fast in allen Laubhölzern, am häufigsten aber in Buchen, Eichen und Birken; bisweilen habe ich sie auch in Fichten angetroffen.

Die junge Larve läuft geschäftig auf der Rinde umher und sucht nach einer geeigneten Stelle, wo sie sich einfressen kann. Sie ist ja auch nicht sogleich darauf angewiesen, sich selbst Nahrung zu schaffen, da der Darm völlig mit Dottermaterial angefüllt ist. Selbst nach 2—3 Tagen findet man den Darm noch voll von Dotterschollen. Die Larve frißt sich also dann in die Rinde ein, bis sie auf das Holz stößt. Fig. 7 auf Taf. XXXI gibt ein Bild von einem Stück Buchen-

rinde wieder, auf dem man deutlich eine Menge großer Bohrlöcher erkennt.

Die Larve bohrt nun entweder in derselben Richtung weiter, wie bisher, oder sie frißt den Stamm auf der Fläche an, so daß man beim Ablösen der Rinde in den seitlich geöffneten Gang hineinsieht. Ich habe diese Fälle aber bei weitem seltener gefunden. Der Fraßgang hat in den ersten Tagen und Wochen natürlich der Größe der Larve entsprechend nur ein sehr geringes Lumen. Mit ihrem fortschreitenden Wachstum aber erweitert die Larve auch ihren Gang. Bei der Bewegung im Gang benutzt die Larve das kapuzenförmig aufgetriebene erste Segment. STROHMEYER (64) beschreibt das Kriechen folgendermaßen: »Durch Vorstrecken des Kopfes verdünnt die Larve die Kapuze des ersten Segmentes und streckt, gestützt auf das Hinterende, den Körper stark vor, alsdann verdickt sie durch Einziehen des Kopfes wieder die Kapuze, gewinnt hierdurch vorn Halt und zieht nun das gestreckte Hinterende des Körpers nach. Die stark gehöckerten Seitenteile der Kapuze spielen beim Anpressen an die Gangwandungen eine Hauptrolle.«

Dies gilt in gleicher Weise für die Chitinhöcker und Zapfen des Afters. Nach STROHMEYER sollen »die schwachen Beinpaare beim Kriechen schreitende Bewegungen machen, die indessen nicht allzu viel Bedeutung für die Fortbewegung haben.« Daß sie aber doch wirklich wesentlich sind, kann man daraus erkennen, daß, wenn man eine Larve aus dem Gang herausgezogen hat, sie sehr schnell wieder in denselben hineinkriecht, sobald sie mit den Beinen Halt bekommen hat. Hierbei kann sie sich noch nicht mit den Afterhöckern feststemmen, und ein bloßes Anpressen der Kapuze an die Gangwandung würde wohl nicht allzu viel nützen. Leider war es mir nie möglich, eine Larve in einem halbgeöffneten Gang zu beobachten, wie STROHMEYER es beschreibt.

Die Larve nagt mit ihren starken Mandibeln an dem Holze und schafft das Bohrmehl mit Hilfe der drei Beinpaare unter sich weg nach hinten. Hat sie eine größere Menge hinter sich gebracht, so schiebt sie es mittelst der Abdominalscheibe aus dem Gang hinaus. Diese Abdominalscheibe erleidet nun bei dem Wachstum der Larve eine große Veränderung, indem sich die untere Hälfte der Scheibe mehr und mehr nach unten auszieht, und so eine ovale und schließlich längliche Form annimmt. Dabei bleibt sie fast gleichbreit, nur daß sich am unteren Ende zwei starke Chitinhaken anlegen (Textfig. 8). Auf diese Weise erhält man am Ende eine sehr lang ausgezogene doppel-

zinkige Gabel, die an ihren Rändern mit zahlreichen Borsten und Zähnen besetzt ist (Textfig. 9). Wieviel Häutungen die Larve durchmacht, habe ich nicht feststellen können, sie müssen jedoch, nach dem Wachstum der Abdominalscheibe zu schließen, in der ersten Zeit sehr rasch aufeinander folgen. Man kann dies bei solchen Tieren, die kurz vor der Häutung stehen, sehr schön beobachten. Man sieht nämlich innerhalb der ovalen Abdominalscheibe und ebenso in der entstehenden Schwanzgabel die neue liegen (Taf. XXXI, Fig. 9). Dabei befinden sich die Spitzen der neuen Gabel kurz vor denen der alten und zwar fast noch parallel nebeneinander. Erst wenn die alte Haut wie ein Handschuh abgestreift ist, klaffen die Spitzen der neuen auseinander. Man kann die verschiedenen Stadien auf den beigegebenen Bildern sehr schön verfolgen. Die Schwanzgabel läuft bei der älteren Larve von vorn nach hinten etwas konisch zu. Sie dient in der Hauptsache zum Hinausschaffen des Bohrmehles. Die Larve macht hierbei mehrere schiebende



Textfig. 8.
Schwanzgabel der Larve kurz nach den ersten Häutungen. IV. 2. 152. ($^2/_3$.)



Textfig. 9.
Endstadium der Schwanzgabel der Larve. I. 1. 152. ($^2/_3$.)

Bewegungen von vorn nach hinten, damit das gesamte Bohrmehl herauskommt. Zuweilen kommen dabei auch die letzten drei bis vier Segmente mit zum Vorschein. Berührt man die Larve bei dieser Arbeit, so fährt sie äußerst schnell wieder in ihren Gang zurück und kommt dann sobald nicht wieder an das Tageslicht. Hat man aber eine Larve etwa mit einer Pinzette gefaßt und versucht sie herauszuziehen, so

muß man schon ziemlich Gewalt anwenden, denn sie setzt einen großen Widerstand entgegen. Oft ist dieser so stark, daß man das Tier eher zerreißt, als daß man es herausbekommt. Offenbar stemmen sich die Larven mit ihrer Kopfkapuze gegen die Gangwandungen fest an und erschweren so ihren Feinden das Herausziehen. Von Spechten scheinen diese Larven als besondere Leckerbissen geschätzt zu werden, denn ich fand des öfteren die Vögel bei der Arbeit an den Stümpfen, wenn ich auf den Buchenschlag trat. Man sah auch überall die Schlagmarken der Spechte an der Rinde.

Die Entwicklung der Larve dauert etwas länger als ein Jahr. Im Winter unterbricht die Larve ihre Arbeit und nimmt sie erst mit dem Eintritt der wärmeren Jahreszeit wieder auf.

Ehe sich die Larve verpuppt, was meist im Laufe des April geschieht, vergrößert sie an einer Stelle in der Nähe der Gangöffnung das Lumen bis zu dem Maße, daß sie sich herumdrehen kann. Darauf erweitert sie den im vorderen Teil konischen Gang gleichmäßig bis zum Ausgang, und begibt sich dann in die Puppenwiege zurück, um sich zu verpuppen. Die Puppenruhe dauert 7—8 Tage.

Die Forstschädlichkeit.

Ein wichtiges Kapitel aus der Biologie der *Hylecoetus dermestoides*-Larve bildet die Erörterung der Frage: Ist die Larve forstwirtschaftlich und also in gewissem Sinne volkswirtschaftlich schädlich?

Zur Beantwortung dieser Frage ist es vor allen Dingen nötig, daß man feststellt, wo die Larve eigentlich lebt und in welchem Maße sie die betreffenden Bäume befällt.

Nach Sturm (65) lebt sie besonders in modernden Tannen- und Eichenstöcken.

Ratzeburg (52) dagegen behauptet, die Larve bewohne sowohl altes faulendes als auch ganz frisches Holz.

Pfeil (45) teilt mit, daß frische Bäume nie befallen würden. Die von *Hylecoetus* befallenen Stämme und Stubben waren mindestens 1 Jahr vor dem Erscheinen des Käfers gefällt.

Strohmeyer (64) endlich bestätigt Ratzeburgs Befund.

Während der 3 Jahre, die ich mich nunmehr mit *Hylecoetus dermestoides* beschäftigte, habe ich sowohl in Leipzigs näherer und weiterer Umgebung als auch speziell im Harz nur Stümpfe befallen gefunden, nie aber die zugehörigen geschlagenen Stämme oder gar frisches Holz. Der Käfer ist nicht sonderlich wählerisch. Er legt seine Eier an Buchen, Eichen, Birken und zuweilen auch an Tannen ab. Gerade im Harz

konnte ich in dieser Beziehung eingehendere Studien machen. Ich fand dort im Haferfelder Revier einen Buchenschlag, in dem alle Jahrgänge vertreten waren. In den älteren Stümpfen fanden sich zwar Bohrlöcher die auf den *Hylecoetus* zurückzuführen waren, aber keine Insekten. Meist waren diese Stämme dem Verfall ziemlich nahe. In den frisch gefällten und einjährigen Stümpfen fanden sich keine *Hylecoetus*. Dagegen zeigten sich die zweijährigen Stümpfe reichlich infiziert. Während die jüngeren Stämme noch viel Zellsaft besaßen und Adventivsprosse aufwiesen, war dies bei den zweijährigen Stümpfen nicht mehr der Fall. Sie waren durch das Grundwasser meistens etwas feucht, im übrigen aber noch vollkommen fest, so daß ich oft sehr große Mühe hatte, die Gänge mit dem Beil oder Meißel nach dem Innern zu in dem harten Holz zu verfolgen.

Ich habe meinen Befund durch den hiesigen entomologischen Verein »Fauna«, dem eine ganze Anzahl sehr fachkundiger Herren angehören, bestätigt erhalten. Ebenso versicherte mir Herr Forstmeister Scholtz auf dem Haferfelde bei Gernrode, der seit 25 Jahren seine Reviere im Harz verwaltet, daß er selbst den Käfer zwar stets in den Stümpfen, nie aber im frischen Holze angetroffen habe. Auch sei ihm auf Versammlungen von Forstleuten, von denen ein derartiges Auftreten in frischem Holze sofort vermerkt worden wäre, nie etwas bekannt geworden. Ebensowenig hätten die hierfür in Betracht kommenden Holzhändler über Holz, das durch *Hylecoetus* angegriffen worden wäre, geklagt. Ich habe mich persönlich bei dem großen Dampfsägewerk von August Brehme in Halberstadt, das aus allen Gegenden des Harzes sein Holz bezieht, erkundigt und zur Antwort bekommen, daß der Käfer bis jetzt in seinen Holzlagern noch nie beobachtet worden sei.

Während also Pfeil in seiner 1859 erschienenen Arbeit hervorhebt, daß frische Bäume nie befallen werden, steht der Befund Strohmeyers hierzu in schroffem Gegensatz. Strohmeyer meint, daß die Beschädigungen von *Hylecoetus* an Stammhölzern bisher in Deutschland nicht als solche erkannt wurden, habe seinen Grund darin, daß die junge Larve an der dicken Borke nicht bemerkbare feine Gänge arbeite, und daß daher die hierbei zunächst entstehenden Bohrmehlhaufen so gering seien, daß sie oft mit der Lupe gesucht werden müßten. Erst, wenn die Larve größer geworden sei, erregten die größeren Bohrmehlhaufen die Aufmerksamkeit des Beschauers. In den meisten Fällen seien aber dann die Stammhölzer, besonders die Buchen, schon aus dem Walde abgefahren, und so dem Auge des Forstmannes entrückt.

Nach STROHMEYER war die Larve im Jahre 1907 auf Sägewerken in Reichshofen und Barr in einem Grade zu beobachten, daß die Besitzer die Revierverwalter darauf aufmerksam machten und die Bestimmung der Art des Urhebers veranlaßten.

STROHMEYER selbst wurden Buchenstämme und Stammteile vorgezeigt, die durch den Fraß sowohl zu Brettware als auch zu Schwellen und Holzschuhen unbrauchbar geworden waren. Auch an Teilen von Eichenstämmen, die ihm 1906 und 1907 aus verschiedenen Oberförstereien Lothringens und des Unterelsasses zur Untersuchung übermittelt wurden, fand er *Hylecoetus*-Gänge auf.

Während also STROHMEYER die Schädlichkeit dieses »so sehr polyphagen Schädlings« hervorhebt und sogar Mittel zu seiner Vertilgung vorschlägt, habe ich nie eine derartige Schädlichkeit beobachten können. Im Gegenteil! Man kommt zu der Ansicht, daß die Larven dem Forstmanne eher in die Hände arbeiten, da sie die Verwitterung und Zerstörung der alten Buchenstümpfe nur beschleunigen helfen. Zum mindesten ist es doch höchst sonderbar, daß ich in Buchenschlägen, in denen fast alle Jahrgänge vertreten waren, ausgerechnet nur an zweijährigen Stümpfen das Auftreten des *Hylecoetus* konstatieren konnte. Vereinzelt fand ich auch noch Buchenstämme, die vor einem bzw. zwei Jahren geschlagen und noch nicht abgefahren waren, ohne indes irgendwelche Beschädigung an ihnen durch *Hylecoetus* zu finden. Herr Professor F. W. NEGER-Tharandt, der über *Hylecoetus* von botanischen Gesichtspunkten aus gearbeitet hat, teilte mir mit, daß er wiederholt beobachtet habe, daß in Stöcken von Bäumen, die im Winter gefällt worden waren, der *Hylecoetus* im darauffolgenden Sommer auftrat. Dieses Vorkommen von *Hylecoetus* wird sich wahrscheinlich nur auf ganz junge Larvenstadien beziehen. Denn da die Entwicklung zur Imago etwas länger als 1 Jahr dauert, so trifft man die Imago eben auch erst in zweijährigen Stümpfen an.

Da an der Richtigkeit der Beobachtungen STROHMEYERS ja keinesfalls zu zweifeln ist, so geht daraus offenbar hervor, daß der Käfer in seinen verschiedenen Verbreitungsgebieten etwas wechselnde Lebensgewohnheiten zeigt.

Die Ernährung der Larve.

Dieser überaus wichtige Punkt aus dem Leben der Larve bedurfte entschieden einer eingehenden Untersuchung. Denn die Notizen, die wir in der Literatur darüber finden, beruhen fast ausschließlich auf Vermutungen. So hat MATHIEU (48) die Larven des *Hylecoetus*

mit den Larven anderer Borkenkäfer in einem Stamme gemeinsam gefunden. Er hält sich daher zu dem Schlusse berechtigt, daß unsre Larve sich von diesen fremden Larven, d. h. also von animalischer Kost, nähre. Ein Beweis dafür sei, daß man stets die Larve des *Hylecoetus* mit andern Larven zusammen antreffe. Mathieus Annahme ist bereits von Strohmeyer als irrig zurückgewiesen worden. Ich kann seinen Befund nur bestätigen.

Strohmeyer selbst gibt an, daß von den Larven als Nahrung flüssige oder breiige Substanz aufgenommen werde, man finde ihre weißlichen breiigen Exkremente in den Gängen.

Im Jahre 1908 erschien von Neger-Tharandt eine Arbeit: »Über Ambrosiakäfer«. Hier berichtet Neger, daß er in den Gängen des *Hylecoetus* einen Pilzüberzug fand, der aus sehr großen, kugelförmigen, einzeln den Mycelfäden aufsitzenden Zellen bestand. Diese Kugeln seien spärlich verteilt und mit bloßem Auge nicht sichtbar. Sie fanden sich in der ganzen Ganglänge. Der Pilz zeichne sich durch große Wachstumsgeschwindigkeit aus und sei stets ein und derselbe. Diesen Pilzüberzug bezeichnet Neger als »Ambrosia«.

1909 erschien eine weitere Arbeit von Neger: »Ambrosiapilze«, in der er sich ausführlicher mit diesen in den Fraßgängen verschiedener Käfer vorkommenden Pilzen befaßt.

Die Ambrosiapilze sollen in ihren Verbreitungseinrichtungen streng an die zugehörigen Holzbohrer angepaßt sein. Neger sagt wörtlich:

»Nicht nur die Auswahl des geeigneten Substrates und die Vorbereitung desselben für die Pilzzucht durch Luftzufuhr, sondern auch die erste Anlage des Pilzgartens ist das Werk des Mutterkäfers. Wenn auch die näheren Umstände dieses Vorganges noch nicht aufgeklärt sind, so muß doch als durchaus unwahrscheinlich von der Hand gewiesen werden, daß die Infektion des Mutterganges und der Larvenwiegen mit Keimen des Ambrosiapilzes dem Zufall überlassen werde.«

Neger stützt seine Annahme auch durch mehrere Befunde, z. B. dadurch, daß sich die den Ambrosiarasen bildenden Mycelfäden stets nur in unmittelbarer Umgebung der Fraßgänge finden. Schon in einer Entfernung von wenigen Millimetern sei das Holz mycelfrei. Daher hält Neger nur die Ansicht für haltbar, daß der Mutterkäfer die Keime des Pilzes in seinem Körper mitbringt und an geeigneter Stelle aussät.

Außer den kugeligen Zellen, die einzeln den Mycelfäden aufsitzen, werden noch Chlamydosporen gebildet, indem die Sporen direkt aus den Hyphenzellen durch deren Abrundung, Membranverdickung und

schließliche Loslösung entstehen (Textfig. 10). Diese Zeichnung wurde nach einem Präparat angefertigt, das mir Herr Professor Neger in dankenswerter Weise überließ.

Den Ambrosiapilz des *Hylecoetus dermestoides* im speziellen hat Neger mit äußerster Regelmäßigkeit in allen befallenen Hölzern gefunden. Seine Sporen bedecken die Wände der Fraßgänge. Die Reinkultur ist Neger sehr leicht gelungen, wenn er mycelhaltige Holzstückchen aus der Umgebung eines Fraßganges auf geeignete Substrate übertrug. Schließlich stellt Neger in dem Ambrosiapilz des *Hylecoetus* eine neue Endomycesart fest, die er »*Endomyces Hylecoeti* Neger« benennt.

Von diesem Pilz soll sich also nach Negers Annahme die Larve nähren. Ob bereits Strohmeyer daran gedacht hat, wenn er sagt: »Als Nahrung wird nur flüssige oder breiige Substanz aufgenommen«, ist meiner Ansicht nach mehr als zweifelhaft. Dagegen behauptet Neger direkt: »Die Larve weidet die Ambrosia an den Wänden ihrer Laufröhren ab«. Allerdings hat Neger meines Wissens den Darminhalt der Larve nicht untersucht. Ich habe nun im Verlaufe meiner Arbeit versucht, an Längs- und Querschnitten durch den Darmtractus die Frage nach der Art der Ernährung etwas zu klären. Es fand sich im Darm eine homogene, nicht näher definierbare Masse, die zuweilen sehr fein granuliert war. An ungefärbten Schnitten konnte man überhaupt nichts sehen und die Anwendung irgendeines Farbstoffes machte das Bild auch nicht viel klarer. Ich war also gezwungen, den Darm in toto zu untersuchen. Da ich nun anfangs leider nur konserviertes Material zur Verfügung hatte, gelang mir das Herauspräparieren des äußerst zarten Darmes nicht immer. Ich konnte mir auch hier nicht über den Darminhalt klar werden. Schließlich versuchte ich es im Mai 1911 mit lebendem Material. Ich zog die Larven aus ihren Gängen heraus und konservierte sie sofort, damit sich der Darminhalt nicht wieder verändern konnte. Nach ungefähr 2—3 Stunden öffnete ich dann die Larven und nahm so ziemlich leicht den Darm heraus. Ich habe ungefähr 30 Exemplare auf diese Weise behandelt. Alsdann zerzupfte ich den Darm auf dem Objektträger in einem Tropfen Glyzerin



Textfig. 10.
Mycelfaden mit Sporen von *Endomyces Hylecoeti* aus einem Fraßgang. V. 6. 152. (2/3.)

und konnte nun den Inhalt mikroskopisch untersuchen. In einem einzigen Falle habe ich den Vorderdarm mit kugeligen Sporen angefüllt gefunden, die unzweifelhaft dem Endomyces Hylecoeti angehören. In den andern Fällen habe ich meist nur eine offenbar schon durch die Darmenzyme veränderte Nahrung vorgefunden. Es ist auch möglich, daß die Larven außer den Sporen noch Mycelstückchen fressen, die man dann im Darm nur schwer als solche wird erkennen können. Daß ich nur in einem Falle bei 30 Tieren die Sporen antraf, mag auch darauf zurückzuführen sein, daß die Larven seltener fressen. In diesem einen Falle aber war der Darm prall mit den Sporen angefüllt. Ich habe ein Paar der Sporen aus dem Darminhalt abgebildet (Textfig. 11) zum Vergleich mit den Chlamydosporen, die ich von Herrn Professor Neger geschickt bekam (Textfig. 10). Man sieht auf beiden Abbildungen die starken Membranen und den fein granulierten Inhalt der Sporen. Bei den Sporen, die aus dem Darm stammen, ist der Inhalt offenbar etwas verquollen.



Textfig. 11.
Chlamydosporen von *Endomyces Hylecoeti* aus dem Darm der Larve von *Hylecoetus derm.* V. 6. 152. (2/3.)

In keinem einzigen Falle habe ich im Larvendarm Holz gefunden. Ich habe zur Kontrolle den Darminhalt mehrerer Borken- und Holzkäfer untersucht und dort die Elemente des Holzes mit größter Deutlichkeit nachgewiesen. Niemals habe ich ähnliche Gebilde im Darm unsrer Larven finden können. Ein weiterer Beweis, daß die Larve sich nicht von dem Holze nährt, das sie zerschrotet, ist der, daß das ausgeworfene Bohrmehl völlig trocken und locker ist. Selbst wenn es sich nur um wenig verdaute Exkremente handelte, müßten diese mindestens zusammengeballt sein.

Die Frage nach der Ernährung der Larve scheint mir nunmehr geklärt zu sein. Eines ist nur noch unklar: Wie kommt der Pilz mit solcher Regelmäßigkeit in die Fraßgänge des *Hylecoetus*?

Wie schon erwähnt, ist Neger der Ansicht, daß »nicht nur die Auswahl des geeigneten Substrates und die Vorbereitung desselben für die Pilzzucht durch Luftzufuhr, sondern auch die erste Anlage des Pilzgartens das Werk des Mutterkäfers ist«.

»Die von dem Käfer angelegten Pilzgärten sind zunächst Reinkulturen, indem nur frisches, unzersetztes Holz als Substrat verwendet

wird. Die Entfernung des Bohrmehls aus den Fraßgängen hat den Zweck, die für das Wachstum der aeroben Ambrosiapilze nötigen Lebensbedingungen (Sauerstoffgehalt, herabgesetzter Wassergehalt des Substrats) zu schaffen.

Der Sinn dieser Symbiose zwischen Larve und Pilz ist, den Larven, welche frisches Holz bewohnen, statt der nährstoffarmen Holzzellen eine kräftige Nahrung zu bieten. Den Larven des Holzborkenkäfers wächst die Ambrosia gewissermaßen in den Mund, ohne daß sie den Ort verändern.«

Wie sich Neger nun die Übertragung des Pilzes durch das Muttertier vorstellt, darüber läßt er uns im unklaren. Neger hat ja, wie schon erwähnt, auch bei andern Borkenkäfern ganz charakteristische Pilzrasen gefunden. So hat er in einem Stammstück Kolonien von Xyloterus dispar und daneben — aber räumlich scharf getrennt — solche von X. Saxeseni gefunden. Die Ambrosia hatte für jede von beiden Arten die charakteristische Form. Neger meint nun, daß dies kaum verständlich wäre, wenn die Einwanderung des Ambrosiapilzes dem Zufall überlassen wäre.

Diese Angaben Negers legen natürlich den Gedanken sehr nahe, daß der Mutterkäfer den Pilz direkt an die Entwicklungsstelle der Larve überträgt. Die Beobachtung der lebenden Tiere gibt aber meines Erachtens keine Anhaltspunkte für diese Vermutung. Für das Muttertier liegen die Aussichten für die Übertragung des Pilzes sehr viel ungünstiger, als z. B. bei den pilzzüchtenden Ameisen, bei denen das Muttertier ja selbst die Gründung der Kolonien und die Aufzucht der jungen Larven übernimmt. Auch bei den pilzzüchtenden Bostrychiden wären die Aussichten günstiger, da hier die Käfer eine ungleich größere Lebensdauer besitzen als die Imagines des *Hylecoetus*.

Die Eier des *Hylecoetus* werden verstreut oberflächlich auf die Rinde abgelegt, nur selten in alte Bohrgänge, wenn man die Beobachtungen älterer Autoren heranzieht. Die Larven nehmen nach ihrem Ausschlüpfen, das erst nach 10—14 Tagen erfolgt, nicht in unmittelbarer Nähe der Ablagestelle Substanzen auf, sondern laufen oft weit umher, ehe sie sich einbohren. Das Muttertier erscheint demnach für die Übertragung ganz ausgeschlossen, und wenn man nicht annehmen will, daß der Pilz im Ei übertragen wird, was doch äußerst unwahrscheinlich ist, so kann auch die Larve keine Rolle bei der Übertragung spielen. Dagegen ist es möglich, daß der Käfer zur Eiablage bzw. die Larve zum Einbohren durch die Anwesenheit des Pilzmycels bestimmt würde.

Es sind also auch meine Untersuchungen nicht geeignet, ein definitives Urteil der biologisch so interessanten Frage zu geben.

In einzelnen Fraßgängen des *Hylecoetus*, die unbewohnt waren, fand ich kompakte weiße Mycelpfropfen von mehreren Centimetern Länge. Ob diese demselben Endomyces angehörten, welcher der Larve zur Nahrung dient, habe ich nicht entscheiden können. Herr Professor NEGER konnte mir darüber auch nichts genaueres sagen.

II. Verwandte Arten.

A. Europäer.

Die auffallende Umbildung der Palpen, welche unter den Käfern einzig den Lymexyloniden in dieser Weise zukommt, veranlaßte mich, auch die übrigen Formen dieser Familie in den Bereich meiner Untersuchung zu ziehen, um über die Verbreitung, und, wenn möglich, die Entstehung dieser Bildung Aufschluß zu erhalten. In Europa kommt außer *Hylecoetus dermestoides* nur noch *Hylecoetus flabellicornis* und *Lymexylon navale* in Betracht.

1. *Hylecoetus flabellicornis* Schneider.

Über diesen nächsten Verwandten des *Hylecoetus dermestoides* ist meines Wissens zuerst von Assessor PFEIL (45) genauer berichtet worden. In der Umgebung von Königsberg i. Preußen hat PFEIL fast in jedem Stamme Hunderte von Bohrlöchern und in fast jedem einen Käfer gefunden. Die species *morio* soll viel seltener sein als die beiden andern; man könne auf 80 *dermestoides* und *flabellicornis* erst einen *morio* rechnen. Unter *dermestoides* versteht PFEIL offenbar nur die gelbbraune Form des Weibchens, während er die Männchen als *morio* bezeichnet.

PFEIL hat mehrere Hundert *Hylecoetus* untersucht und hat gefunden, daß sämtliche *dermestoides* — Weibchen, und *flabellicornis* — Männchen sind. Alle *flabellicornis* waren dem *Hylecoetus* in der Bildung des Penis durchaus gleich, während sämtliche *dermestoides* eine abweichende Bildung der Geschlechtsteile zeigten, die sich schon äußerlich in der vorgestreckten Legeröhre mit zwei Scheidetastern dokumentierte.

PFEIL hat endlich in dem Stamme, dem er die *dermestoides* und *flabellicornis* entnahm, auch 13 Larven gefunden, die untereinander völlig gleich waren. Er glaubt daher, daß beide Species eine gemeinsame Larve haben.

PFEIL stellt nun folgende Fragen auf:

»Wäre es nicht auffallend, daß, wenn *flabellicornis* und *dermestoides* verschiedene Species sind, sie stets zusammen vorkommen? Wäre es nicht ebenso seltsam, daß von ihnen im Laufe vieler Jahre stets nur das Männchen gefunden worden ist?« und

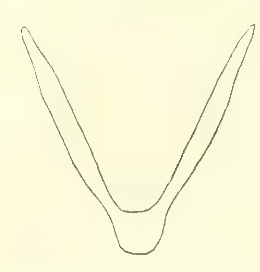
»Hiernach ließe sich vielleicht nicht ohne einige Berechtigung die Annahme hinstellen, daß *Hylecoetus flabellicornis* nichts andres als eine dritte Form des Männchens von *dermestoides* ist, welche die seltenen Formen des Männchens — *morio* und *proboscideus* — ergänzt?



Textfig. 12.
♂ Fühler von *Hylecoetus flabellicornis*. III. 2. 152. (2/3.)

Pfeil hat ferner zwischen den Weibchen beider Arten keinen Unterschied konstatieren können. Die beiden Käfer sollen nun 1860 bei Königsberg sehr häufig vorgekommen sein. Ich habe versucht, lebendes Material aus jener Gegend zu erhalten, bekam aber von den dortigen Entomologen zur Antwort, daß der Käfer seit vielen Jahren nicht mehr gefunden worden sei. Von einigen Museen erhielt ich trockenes Material. An diesem konnte ich einigermaßen die äußere Körperform studieren. Ich habe gefunden, daß die beiden Arten sich nur durch die Mundwerkzeuge unterscheiden. Und zwar hat *dermestoides* normale fadenförmige Fühler und modificierte Kiefertaster, *flabellicornis* dagegen modificierte Fühler und einfache Palpen. Die Antenne des *Hylecoetus flabellicornis* besteht aus elf Gliedern (Textfig. 12). Die ersteren beiden

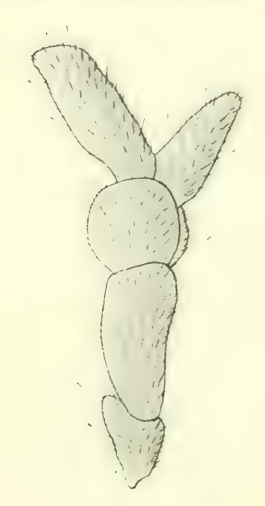
Glieder sind einfach gestaltet und von ungefähr rundlichem Querschnitt. Dagegen sind die Glieder drei bis zehn je mit einem doppelten blattartigen Ansatz ausgestattet. Dieser Ansatz besteht aus zwei lanzettähnlich gestalteten Blättern, die an der Basis jedes Gliedes entspringen.



Textfig. 13.

Die Projektion eines dieser Glieder würde schematisiert der nebenstehenden Textfig. 13 gleichen. Die beiden Seitenteile sind in einem spitzen Winkel einander zugeneigt.

Man bezeichnet die Antenne vielleicht am besten als doppelt gekämmt. Das elfte Glied endlich ist ebenfalls blattförmig, aber nicht gegabelt. Die Oberfläche des Chitins der einzelnen Blättchen ist eigentümlich gewellt oder gekräuselt. Außen auf den Stammstücken der einzelnen Glieder finden sich wenig Borsten oder Haare. Da mir nur trockenes Material zur Verfügung stand, das ich zur Untersuchung mit Kalilauge behandeln und aufweichen mußte, kann ich natürlich über eine Innervierung der Antenne nichts sagen. Jedenfalls läßt die Oberflächenvergrößerung derselben eine entsprechende Funktion vermuten, wie bei der Maxillarpalpe des *Hylecoetus dermestoides*.



Textfig. 14.
♂ Taster von *Hylecoetus flabellicornis*. I. 4. 152. ($^2/_3$.)

Die Maxillarpalpe des *flabellicornis* besteht aus vier Gliedern (Textfig. 14). Das erste ist das kleinste, dann folgt das bedeutend längere zweite und das rundliche dritte. Dieses zeigt nun eine Längseinschnürung, so daß man einen schwach biskuitförmigen Querschnitt erhält. Diesem dritten Gliede sitzt das gegabelte vierte auf. Eigentlich muß man annehmen, daß der Kiefertaster fünfgliedrig ist, denn die beiden Stücke des vierten Gliedes sind fast bis auf den Grund getrennt und sitzen je einem Teil des eingeschnürten dritten Gliedes auf. Die Beborstung ist ziemlich reichlich. Über die Innervierung kann ich natürlich auch hier nichts angeben.

2. *Lymexylon navale* Fabr.

Die erste Beschreibung dieses Käfers, welcher der ganzen Gruppe den Namen gegeben hat, finden wir in Linnés »Reise durch West-

gothland im Jahre 1746«. Linné besuchte auf seiner Reise am 12. Juli 1746 die Schiffsbauerei der Admiralität am Meerbusen in Gothenburg, wo eine große Menge Eichenholz zum Schiffsbau aufgestapelt lag. Linné erzählt nun auf sehr ergötzliche Weise, wie es ihm von jemandem als ein Geheimnis berichtet wurde, daß das Schiffsholz von Würmern sehr zerfressen wäre, die dadurch einen großen Schaden angerichtet hätten. Linné wurde nun neugierig, was das wohl für ein Wurm sein könnte, und er bat einen Schiffsbaumeister »nur an einem einzigen Stamme Versuche zur Erforschung der Geschichte und Eigenschaften der Würmer anstellen zu können«. Der Schiffsbaumeister schlug ihm dieses Ansinnen aber rundweg ab, selbst das »Promotorial« Linnés machte keinen Eindruck. Schließlich wurde es ihm aber doch noch durch Vermittlung einiger Herren der Admiralität ermöglicht, das Tier zu studieren. Er beschreibt in seinem Reisewerke die Larve, Puppe und Imago des Käfers und gibt auch einige höchst primitive Abbildungen. Hauptsächlich kommen die Tiere in Eichen vor, das Weibchen legt seine Eier an Eichenstämme, »welche der Schöpfer dieser Familie zur Speise verordnet hat«. Die Larve soll sich von dem zerfressenen Holze nähren. Da sie sehr häufig vorkommt, »macht sie jährlich für viele 1000 Taler Schaden«.

Linné ist der Ansicht, daß die Stämme bereits im Walde befallen worden seien. Die infizierten Stämme seien zu Schiffsbauzwecken völlig unbrauchbar. Man müsse sie mit warmem Teer vorsichtig bestreichen, damit der Teer in die Wurmlöcher ziehe und sie verstopfe.

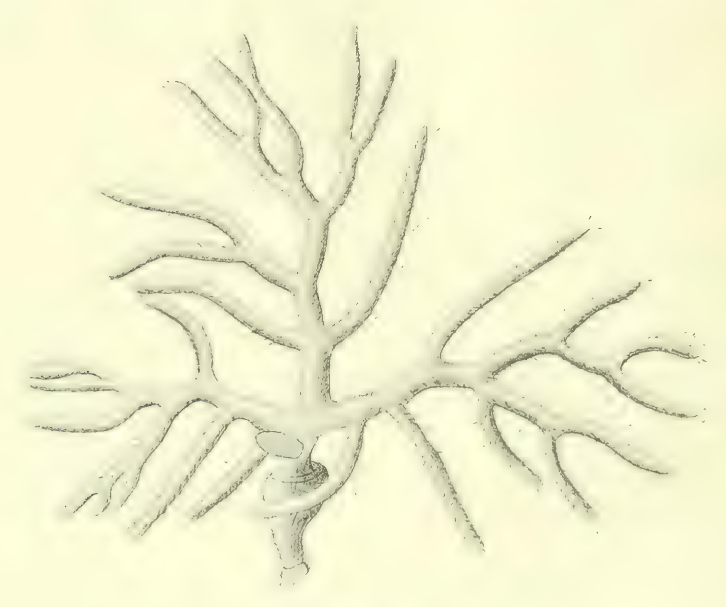
Ratzeburg (52) führt in seinen Forstinsekten I, S. 38 an, daß der Käfer sowohl in alten, längst geschlagenen, als auch in stehenden lebenden Eichen anzutreffen sei. Die Stellen, welche angegangen würden, müßten entblößt sein, da der schwache Käfer durch die Rinde nicht hindurch könne. Das Weibchen lege seine Eier in Ritzen und Spalten oder auch in Gänge andrer Käfer, z. B. des *Bostrichus monographus*. Die Flugzeit falle in den Juni, am liebsten flögen die Käfer in der größten Hitze. Dabei seien die Tiere äußerst beweglich und unruhig. Sie säßen stets am Stamme und nie am Laube.

Sturm bringt neben einer bunten Abbildung von der Imago auch mehrere Detailzeichnungen von Mundgliedmaßen, die aber teilweise nicht der Natur entsprechen.

Westwood (69) bringt in seiner »Introduction« S. 269 einige Abbildungen, die einen ungefähren Begriff geben können. In England sei der Käfer sehr selten.

Außerdem finden sich noch in mehreren Werken kleinere Notizen über die Käfer.

Ich habe des öfteren versucht, lebendes oder konserviertes *Lymexylon*-Material zu erhalten. Das ist mir aber nie gelungen. Ein mir bekannter Entomologe, Herr Robert Stich, Leipzig, hat in seiner langen Sammlertätigkeit ein einziges Exemplar in der Harth bei Leipzig gefangen. Ich muß mich daher leider damit begnügen, auf Linnés Reisewerk zu verweisen, obwohl die Biologie dieses Käfers sicher ebenso



Textfig. 15.
♂ Taster von *Lymexylon navale*.

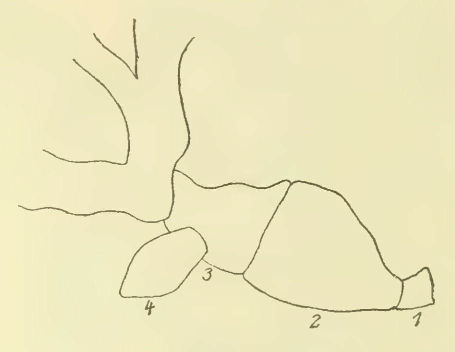
interessant ist, als die des *Hylecoetus*, und die bisherigen Mitteilungen zahlreiche Widersprüche aufweisen.

Die Antenne von *Lymexylon navale* ist im männlichen und weiblichen Geschlecht ungefähr gleich. Sie besteht aus elf Gliedern und hat fadenförmige Gestalt. Die Glieder in der Mitte sind etwas verdickt im Gegensatz zu denen an der Basis und der Spitze der Antenne. Die Beborstung zeigt nichts Außergewöhnliches.

Der weibliche Maxillartaster besteht aus vier Gliedern, von denen das letzte am größten und an der Spitze etwas abgestutzt ist.

Nach Sturm (65) ist der männliche Kiefertaster viergliedrig: das erste und zweite Glied klein, das dritte groß und sehr erweitert, schalen-

förmig, das letzte Glied in ästige Blättchen quastenförmig geteilt. In der betreffenden Fig. *Q* auf Taf. 234 zeichnet STURM die Palpe derart, daß aus dem dritten Glied das büschelförmige Anhängsel direkt herauskommt. Wie ich schon eingangs erwähnte, ist diese Darstellung absolut falsch. Ich will nunmehr selbst eine Beschreibung geben. Der männliche Kiefertaster (Textfig. 15) besteht aus vier Gliedern, von denen das erste klein und ungefähr viereckig ist. Das zweite Glied (STURMS vermeintliches drittes) ist sechs- bis siebenmal länger als das erste. Es vergrößert sich nach der distalen Seite ungefähr trichterartig. Das dritte Glied sitzt an dieser Stelle des größten Durchmessers an und ist kleiner, ungefähr walzenförmig. Es erscheint ganz wenig in das zweite Glied eingesenkt, weil sein Durchmesser kleiner ist als der des zweiten. Dieses dritte Glied trägt seitlich einen kleinen kolbenförmigen Zapfen, das vierte Glied. Endlich sitzt an der distalen Seite des dritten ein großer, baumförmig verzweigter Ansatz an. Sieht man, wie es in der Fig. 15 angedeutet ist, den ausgebreiteten Ansatz von vorn an, so hat man ungefähr den Anblick eines Wapitigeweihes.



Textfig. 16.

Die einzelnen Äste sind mit zahlreichen Sinneshaaren besetzt, ebenso das vierte Glied, das STURM bei seiner Beschreibung völlig übersehen hat.

Die ersten drei Glieder tragen große, starre Borsten, denen man eine Schutzfunktion zuzusprechen hat.

Die Oberflächenvergrößerung ist bei dieser Palpe, ähnlich wie bei der des *Hylecoetus dermestoides*, sehr weit gegangen. Daß man hier ebenfalls ein sehr nervenreiches Organ vor sich hat, möchte ich, trotzdem ich nur trockenes Material untersuchen konnte, getrost behaupten.

Zum besseren Verständnis gebe ich noch die nebenstehende Textfig. 16 bei, auf der man von der Seite gesehen, deutlich die Reihenfolge der einzelnen Glieder erkennt.

B. Exoten.

1. *Hylecoetus cylindricus* Dejean.

Über dies Art ist mir in der Literatur nur das eine bekannt geworden, daß sie in der Größe sehr variiert und bei Nacht in die Häuser

kommt, da sie vom Licht angezogen wird (Perty, Delect. Animal. Articul. Bras. pref. p. 8 ff.). Ich erhielt durch die Liebenswürdigkeit des Herrn Sigmund Schenkling, Berlin, ein männliches aus Cajenne stammendes Exemplar dieses Käfers aus dem städtischen Museum in Genua. Die Maxillarpalpe dieses Tieres ist normal viergliedrig, während der Fühler aus zehn Gliedern aufbaut (Textfig. 17). Auf das erste große sich Glied folgt das um die Hälfte kleinere zweite. Die Glieder drei bis sieben nehmen an Größe konstant ab. Das siebente ist doppelt so



Textfig. 17.
♂ Fühler von *Hylecoetus cylindricus*. III. 2. 152. (1/2.)



Textfig. 18.
♀ Fühler von *Hylecoetus javanicus* III. 2. 152. (1/2.)



Textfig. 19.
♀ Fühler von *Melittomma insulare*. I. 2. 152. (1/2.)

breit als lang. Das achte bis zehnte dagegen ist außerordentlich vergrößert. Diese drei Glieder sind länger als die andern sieben zusammen. Der Querschnitt sämtlicher Glieder ist oval bis flach elliptisch. Die Beborstung ist auf den letzten drei Gliedern ziemlich reichlich. An den Seiten sämtlicher Glieder finden sich wieder große Schutzborsten.

2. *Hylecoetus javanicus* Chevrolat.

Das einzige Exemplar dieser Art erhielt ich aus dem Museum Paris. Es war ein weiblicher Käfer, der aus Tandjong Morawa, Serdang (N.O.-Sumatra) stammte. Die Maxillarpalpe ist normal vier-

gliedrig. Die Fühler (Textfig. 18) besteht aus elf Gliedern, von denen das dritte bis zehnte Glied in ihrem Aussehen an die konsolförmigen Fruchtkörper des Feuerschwammes (Polyporus fomentarius) erinnern. Das elfte Glied ist länglich zugespitzt. Die Beborstung ist wieder ziemlich stark, vor allem auf der Innenseite der Antenne.

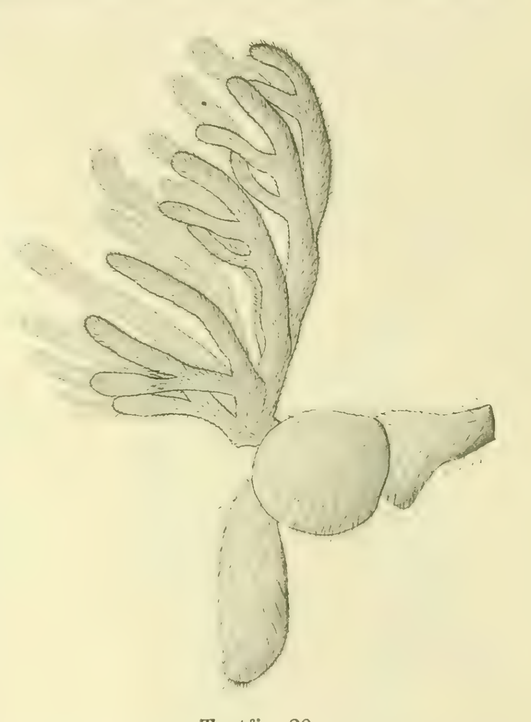
Melittomma.

Die ausländische Gattung *Melittomma* ist unserem *Hylecoetus* sehr ähnlich. Sie unterscheidet sich von ihm nur durch die großen Augen, die auf der Stirn zusammenstoßen, und durch den länglichen Thorax. Die Augen erinnern, wie ja auch der Name sagt, an die einer Biene.

Ich erhielt von dieser Gattung drei Arten, deren Fühler und Palpen ich hier kurz beschreiben will.

3. *Melittomma insulare* Fairm.

Die männliche und weibliche Antenne (Textfig. 19) gleichen einander völlig. Sie sind elfgliedrig. Die ersten drei Glieder sind walzenförmig, während die übrigen, bis auf das elfte, wieder konsolartig eingekerbt sind. Das letzte Glied ist lanzettlich. An der Außenseite der einzelnen Glieder, sowie besonders auf den drei ersten Gliedern stehen große Borsten. Im übrigen sehen wir zahlreiche kleine Borsten und Haare.



Textfig. 20.
♂ Taster von *Melittomma insulare*. IV. 2. 152. (2/3.)

Während sich die weibliche Maxillarpalpe aus vier einfachen, cylindrischen Gliedern aufbaut, ist die männliche wieder stark modifiziert (Textfig. 20). Sie besteht aus drei Gliedern. Das erste ist länglich, umgekehrt kegelförmig, von rundlichem Querschnitt, das zweite schüsselförmig und das dritte kolbenförmig, wie bei *Hylecoetus* das

vierte. Es inseriert in der Höhlung des zweiten. An dem zweiten Gliede sitzt ein merkwürdiger, baumförmig verästelter Ansatz, den man aber eventuell auch als viertes Glied deuten kann. Er besteht aus fünf größeren doppelten Hauptästen, die zwei oder drei kleinere Nebenastpaare tragen. Dieser Ansatz ist über und über mit feinen Borsten und Haaren versehen. Die übrigen Glieder zeigen größere Schutz- und Sinnesborsten.

4. *Melittomma brasiliense.*

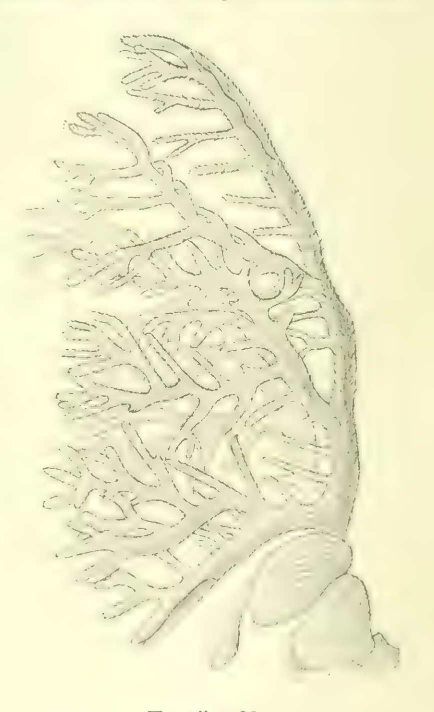
Von dieser brasilianischen Gattung erhielt ich leider nur weibliche Exemplare. Der weibliche Fühler (Textfig. 21) besteht aus elf Gliedern, von denen die ersten beiden walzenförmig gestaltet sind. Das zweite Glied ist kleiner als das erste. Das dritte bis zehnte Glied zeigt sich wieder gespalten, ähnlich wie beim *Hylecoetus flabellicornis,* nur in weit schwächerem Maße. Das elfte Glied weist ebenfalls noch einen schwachen gabelförmigen Ansatz auf. Die Beborstung ist ziemlich stark. Größere Borsten sitzen an der Außenseite der Glieder.



Textfig. 21.
♀ Fühler von *Melittomma brasiliense.* III. 2. 152. (1/2.)



Textfig. 22.
♀ Taster von *Melittomma brasiliense.* III. 2. 152. (1/2.)



Textfig. 23.
♂ Taster von *Melittomma africanum.* III. 2. 152 (2/3.)

Die weibliche Maxillarpalpe (Textfig. 22) setzt sich aus vier Gliedern zusammen. Diese haben alle rundlichen Querschnitt. Das erste Glied ist klein, das zweite fünf- bis sechsmal größer, das dritte ist etwas

kleiner als das zweite und das vierte wie das dritte. Das letzte Glied ist an der Spitze flach abgeplattet. Dort finden wir eine große Anzahl kleiner blasser Kegel. Die übrigen Glieder tragen am distalen Ende große, starre Borsten und auf dem übrigen Teil kleinere Sinneshaare.

5. *Melittomma africanum.*

Von dieser Form erhielt ich nur ein männliches Exemplar. Es hat normale elfgliedrige Antennen, die etwas gesägt sind.

Die viergliedrige Palpe (Textfig. 23) ist modifiziert. Auf das erste kleine folgt das zweite und dritte Glied. Beide sind schüsselförmig. Das dritte inseriert am oberen Rande der konkaven Seite des zweiten Gliedes. Ebenso entspringt in der Höhlung des dritten Gliedes das kolbenförmige vierte Glied und ein Ansatz, der aus einem Hauptstamm und mehreren Seitenzweigen besteht. Diese tragen ihrerseits wieder kleinere Sprosse. Der Ansatz ist außerordentlich reich beborstet, sodaß man aus Analogie zu den bisher besprochenen Palpen auf einen sehr nervenreichen Apparat schließen kann. Auch die übrigen vier Glieder tragen zahlreiche Borsten und Haare.

Atractocerus.

Diese ausländische Gattung ist bemerkenswert durch die sehr geringe Größe der Flügeldecken, welche die Flügel fast völlig frei lassen. Die Augen stehen zu beiden Seiten des rundlichen Kopfes und stoßen auf der Stirn fast zusammen. Man kennt heute nach Bourgeois (4, 5, 6) ungefähr 15 Arten, die sporadisch über den Erdball verbreitet sind. Durch das Entgegenkommen der Herren Schenkling, Berlin; Dr. H. Schouteden, Musée du Congo Belge; A. Severin, Musée royal d'histoire naturelle de Belgique, Brüssel, wurde es mir ermöglicht, einige Arten dieser interessanten Gattung auf ihre Mundwerkzeuge hin zu untersuchen.

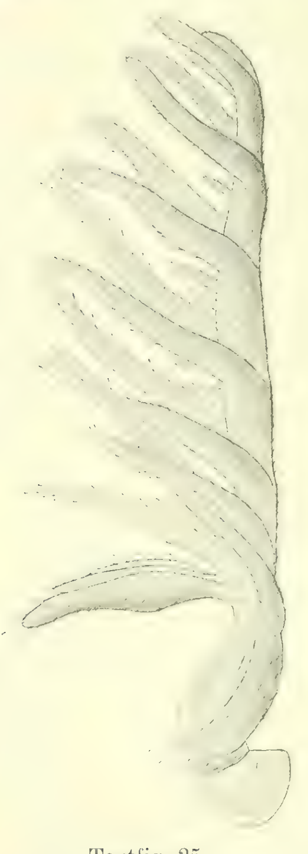
6. *Atractocerus brevicornis.*

Von dieser Art erhielt ich mehrere weibliche Exemplare. Die weibliche Antenne (Textfig. 24) besteht aus elf Gliedern. Auf das erste walzenförmige folgt das zweite kleinere rundliche. Das dritte Glied ist wieder größer und hat die Gestalt einer Kesselpauke. Die nächsten sieben Glieder sind cylindrisch

Textfig. 24.
♀ Fühler von *Atractocerus brevicornis.* I. 2. 151. (1/2.)

geformt. Das elfte Glied endlich ist lanzettlich. Zwischen den einzelnen Gliedern ist immer eine Einschnürung vorhanden. Die ersten beiden Glieder tragen zahlreiche starre Borsten, während man auf den übrigen sehr viele kleine Borsten und Haare konstatiert.

Die weibliche Maxillarpalpe (Textfig. 25) besteht aus vier Gliedern. Das erste Glied ist rundlich und größer als das zweite. Das dritte ist direkt schüsselförmig. Am dritten sitzt wieder ein kolbenförmiges



Textfig. 25.

♀ Taster von *Atractocerus brevicornis*. IV. 2. 252. (2/3.)



Textfig. 26.

♀ Fühler von *Atractocerus flavicollis*. III. 2. 152. (1/2.)

viertes Glied und ein Ansatz. Dieser besteht aus einem Hauptstamm, der ungefähr sieben Paar Zweige trägt. Vereinzelt stehen auch noch kleine Sprosse am Hauptstamm. Die Palpe ist wieder ziemlich stark beborstet.

7. *Atractocerus flavicollis* Gorham.

Ich erhielt von diesem Käfer ein weibliches Exemplar. Der elfgliedrige Fühler (Textfig. 26) ist fadenförmig. Die einzelnen Glieder

sind fast cylindrisch oder walzenförmig, bis auf das letzte lanzettliche Glied. Die Beborstung ist normal.

Die Maxillarpalpe (Textfig. 27) setzt sich aus drei Gliedern zusammen. Das erste Glied ist relativ groß, von rundlichem Querschnitt und ungefähr viereckiger Gestalt. Das zweite Glied stellt eine ziemlich flache Schüssel dar, die man in Fig. 27 von der Seite sieht, deren Öffnung man also nicht wahrnehmen kann. Am oberen Rande inseriert ein großer Ansatz, an dessen Basis das dritte kolbenförmige Glied entspringt. An diesem Kolben ist der Stiel dünner als die stark anschwellende Spitze. Der Ansatz setzt sich aus einer Hauptachse mit sieben Paaren von Nebenästen, die wieder je sechs bis acht kleine Zweigpaare tragen, zusammen. Die Beborstung der ersten beiden Glieder besteht aus großen, starren Borsten. Das dritte Glied trägt große Borsten und kleinere Haare. Der Ansatz zeigt wieder eine Unmenge kleiner Sinneshaare.



Textfig. 27.
♀ Taster von *Atractocerus flavicollis.* III. 2. 152. (2/3.)

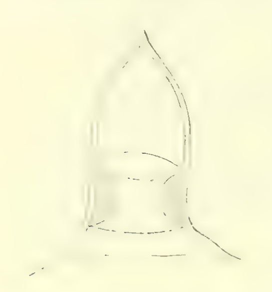


Textfig. 28.
♀ Taster von *Atractocerus brasiliensis.* III. 2. 152. (2/3.)

8. *Atractocerus brasiliensis.*

Die Antenne des weiblichen Käfers — auch hier konnte ich nur weibliche Tiere erhalten — gleicht in der Form der des *Atractocerus brevicornis* genau. Im allgemeinen ist sie hier etwas größer.

Der Kiefertaster (Textfig. 28) ist wieder modifiziert. Er baut sich aus vier Gliedern auf. Auf das erste und etwas kleinere zweite Glied von rundlichem Querschnitt folgt das dritte große. Dieses ist schüsselförmig. Am oberen Ende sitzt wieder das kolbenförmige vierte Glied an, das in seinem proximalen Teile noch kleine Nebenäste trägt. An derselben Stelle, wo das vierte Glied inseriert, entspringt auch wieder ein großer Ansatz. Dieser besteht aus einem Hauptstamme, der ungefähr sieben Paare Nebenäste mit kleineren Seitenzweigen trägt. Während die ersten beiden Glieder so gut wie frei von einer Beborstung sind, trägt das dritte Glied auf dem der Öffnung der Schüssel abgekehrten Rande mehrere große Borsten, die in der Figur gekräuselt erscheinen. Auch das vierte Glied trägt im distalen Teile zahlreiche starke Borsten. Auf dem Ansatze aber und dem proximalen Teile des Kolbens finden wir eine sehr große Anzahl kleiner Kegel. Ich habe einen dieser blassen Kegel in der nebenstehenden Textfig. 29 bei 1200facher Vergrößerung wiedergegeben. Man erkennt deutlich den Porenkanal, durch den, wie man aus Analogie annehmen darf, ein Nerv eintritt. Vereinzelt stehen am Hauptstamm des Ansatzes kleine Haare.



Textfig. 29.
Oc. V, 1/12, Öl-Immers. 152.

9. *Atractocerus africanus.*

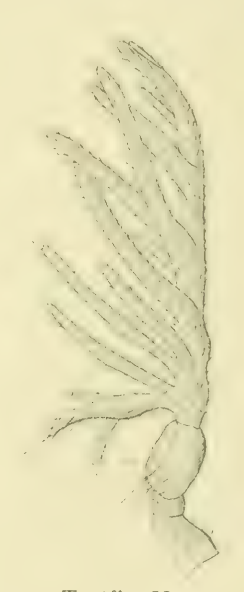
Über diese Art berichtet J. Bourgeois in den Annales de la société entomologique de Belgique, Band 53. Darnach findet man vielmehr Weibchen als Männchen; ich selbst habe das Material mehrerer Museen durchgearbeitet und habe unter etwa 100 Weibchen nur vier Männchen gefunden. Die letzteren sind von viel kleinerem Körperbau; sie sind ungefähr 10 mm lang, während nach Bourgeois kein Weibchen unter 17 mm maß. Die größten waren bis zu 40 mm lang.

Die Antennen dieser Art sind elfgliedrig und gleichen völlig denen des *Atractocerus brevicornis.* Die Kiefertaster sind bei beiden Geschlechtern modifiziert. Die männliche Palpe (Textfig. 30) ist viergliedrig. Das erste Glied ist länglich, von rundem Querschnitt, das zweite klein,

das dritte sehr groß, schüsselförmig, mit seitlicher großer Öffnung. Daran inseriert das vierte kolbenförmige Glied, das wie bei *Atractocerus brasiliensis* noch kleine Nebenäste trägt. An derselben Stelle, wo das vierte Glied am dritten inseriert, entspringt auch der baumförmige Ansatz, ja man könnte das kolbenförmige Glied auch als untersten Zweig des Ansatzes betrachten. Der Hauptstamm des Ansatzes trägt zehn bis elf Seitenzweigpaare, die ihrerseits mit kleinen Sprossen, acht bis zehn Paaren, besetzt sind. Die Beborstung oder besser Behaarung ist sehr stark. Das kolbenartige Glied



Textfig. 30.
♂ Taster von *Atractocerus africanus*. III. 2. 152. ($^2/_3$.)



Textfig. 31.
♀ Taster von *Atractocerus africanus*. III. 2. 152. ($^2/_3$.)

trägt am distalen Ende kleine, blasse Kegel. Der Ansatz erinnert an einen Zweig von Mimosa pudica mit seinen Fiederblättchen.

Der weibliche Taster (Textfig. 31) ist ähnlich gebaut, im ganzen aber kleiner. Er besteht auch aus vier Gliedern. Die ersten drei gleichen denen des männlichen Tasters. Das vierte Glied ist auch kolbenförmig, mit wenigen Nebenästen. Der Ansatz ist sehr dem Ansatze

des weiblichen Tasters von *Atractocerus brevicornis* ähnlich. Der Hauptstamm trägt vier bis fünf Paare unverzweigter Nebenäste und kleine verstreut dazwischen stehende Sprossen. Die Behaarung ist auch ähnlich wie bei *Atractocerus brevicornis.*

Ich möchte hier im folgenden noch eine kurze Tabelle (S. 47) geben, in der man deutlich die Modifizierung der Mundwerkzeuge bei den einzelnen besprochenen Lymexyloniden erkennen kann.

Die Reihe der untersuchten Formen ist leider nur relativ gering; besonders bedauerlich ist, daß mir häufig von einer Art nur ein Geschlecht vorgelegen hat. Trotzdem lassen sich meines Erachtens recht interessante Schlüsse über die merkwürdige Umgestaltung der Kopfanhänge bei den Lymexyloniden ziehen. Ordnet man die untersuchten Formen ohne Rücksicht auf ihre systematische Stellung nur nach der Ausbildung ihrer Kopfanhänge, so ergibt sich etwa folgendes.

Die Maxillarpalpen zeigen im weiblichen Geschlecht im allgemeinen einen viel einfacheren Bau als bei den Männchen. Bei allen Gattungen außer *Atractocerus* sind die Palpen im weiblichen Geschlecht viergliedrig und vom normalen Käfertypus. Die einfachste Form der Umbildung zeigt der männliche Taster von *Hylecoetus flabellicornis;* dort tritt am Ende des dritten Gliedes ein kurzer kegelförmiger Anhang, etwa von der Länge des vierten Gliedes, auf, so daß der Taster am Ende gespalten erscheint. Dieser Anhang beginnt sich nun mächtig zu entwickeln und wird zum Hauptelement des ganzen Tasters. Seine Entwicklung erstreckt sich in zwei Richtungen. Die eine, nur durch *Hylecoetus dermestoides* repräsentiert, zeigt einen Hauptstamm, von dem aus eine große Zahl langer unverzweigter Seitenäste ausgehen. Bei der andern Gruppe gabeln sich diese Seitenäste wieder und geben eine Anzahl kleiner Zweige ab. Verhältnismäßig am einfachsten ist der Bau bei *Melittomma insulare*, während *Lymexylon navale*, *Melittoma africanum* und *Atractocerus africanus* nach verschiedenen Richtungen fortschreitende Komplikationen aufweisen.

In der Gattung *Atractocerus* springt nun höchst interessanterweise die offenbar im männlichen Geschlecht erworbene Modifikation auf das weibliche Geschlecht über. Die vier weiblichen Formen, welche mir vorliegen, bilden wieder eine Reihe, deren einfachste Vertreterin *Atractocerus africanus* ist, dann folgen *A. brevicornis* und *flavicollis. A. brasiliensis* zeigt durch die Ausbildung der seltsamen Kegel eine eigene Richtung. Die weibliche Palpe von *Atractocerus africanus* steht in ihrem Bau wesentlich zurück hinter der der Männchen; ich glaube daher berechtigt zu sein, die Vermutung auszusprechen, daß auch die

Art	Männchen	Männchen	Weibchen	Weibchen
	Antenne	Palpe	Antenne	Palpe
Hylecoetus dermestoides	11-gliedrig, fadenförmig	4-gliedrig, modifizirrt	11-gliedrig, fadenförmig	4-gliedrig, normal
Hylecoetus flabellicornis	11-gliedrig, modifiziert	4-gliedrig, letztes gespalten	11-gliedrig, fadenförmig	4-gliedrig, normal
Hylecoetus cylindricus	10-gliedrig, drei letzte modifiziert	4-gliedrig, normal	— —	— —
Hylecoetus javanicus	— —	— —	11-gliedrig, normal	4-gliedrig, normal
Lymexylon navale	11-gliedrig, normal fadenförmig	4-gliedrig, normal	11-gliedrig, normal	4-gliedrig, normal
Melittomma insulare	11-gliedrig, normal gesägt	4-gliedrig, modifiziert	11-gliedrig, normal	4-gliedrig, normal
Melittomma brasiliense	— —	— —	11-gliedrig, modifiziert	4-gliedrig, normal
Melittomma africanum	11-gliedrig, normal	4-gliedrig, modifiziert	— —	— —
Atractocerus brevicornis	— —	— —	11-gliedrig, normal	4-gliedrig, modifiziert
Atractocerus flavicollis	— —	— —	11-gliedrig, normal	4-gliedrig, modifiziert
Atractocerus brasiliensis	— —	— —	11-gliedrig, normal	4-gliedrig, modifiziert
Atractocerus africanus	11-gliedrig, normal	4-gliedrig, modifiziert	11-gliedrig, normal	4-gliedrig, modifiziert

männlichen Palpen der übrigen *Atractocerus*-Arten, die mir unbekannt sind, in ähnlicher Weise an Komplikation zunehmen werden, wie die weiblichen, so daß *Atractocerus brasiliensis* etwa den Höhepunkt der bekannten Formen darstellen würde.

Alle *Atractocerus*-Formen haben offenbar unter sich das eine gemeinsam, daß das vierte Glied, das ursprünglich selbständig an der Schüssel des dritten entsprang, auf den Anhang des dritten Gliedes heraufgerückt ist und einen kleinen Nebenzweig an der Basis darstellt. Wenigstens glaube ich, daß man den in seiner Form und Beborstung abweichenden Fortsatz an der Basis des Anhangs am besten so deuten kann.

Das Überspringen der Umgestaltung im Bau der Maxillarpalpen, die ursprünglich zweifellos als sekundärer Geschlechtscharakter von den Männchen erworben worden ist, auf das weibliche Geschlecht, gehört zu den interessantesten Vererbungsvorgängen im Tierreich. Es sind hierfür eine ganze Anzahl Beispiele bekannt. Ich erinnere nur an die Ausbildung der Fortsätze an Kopf und Prothorax, wie sie bei vielen Coprophagen den Männchen, in abgeschwächtem Maße jedoch auch den Weibchen zukommen, sowie an die Umfärbung des Gefieders bei den Papageien, die zuerst nur die Männchen betrifft, in extremen Fällen aber auch auf die Weibchen übergeht.

Bei den Lymexyloniden werden die Verhältnisse nun noch dadurch komplizierter, daß offenbar eigenartige Korrelationen zwischen der Ausbildung der Maxillarpalpen und der Antennen bestehen. Auch bei diesen zeigt sich, eine fortschreitende Komplikation, welche auch das weibliche Geschlecht, vielleicht dieses sogar in höherem Maße, betrifft. Es bilden sich nämlich an der Seite der ursprünglich keulenartigen Glieder seitliche Fortsätze aus, welche sich immer mehr verlängern und endlich ein kammartiges Gebilde abgeben, das den Maxillarpalpen von *Hylecoetus dermestoides* in hohem Maße ähnelt. Bemerkenswerterweise findet sich diese Umbildung der Antennen gerade bei dem Genus *Melittomma* in besonderem Grade, wo im weiblichen Geschlecht die Palpen unverändert bleiben. Das gleiche gilt für *Hylecoetus javanicus*. Die höchste Ausbildung zeigen die Weibchen vom *Melittomma brasiliense*; leider liegen hier gerade keine männlichen Exemplare vor, so daß man nicht sagen kann, ob sich hier etwa als Kompensation für die Ausbildung der Maxillarpalpen der Männchen beim Weibchen die Antennen stärker entwickelt haben.

Von diesem Gesichtspunkte aus gewinnt nun das eigenartige Verhältnis vom *Hylecoetus flabellicornis* ein ganz besonderes Interesse. Bei

ihm ist die Maxillarpalpe fast unverändert, dafür erhält jedoch der Fühler eine Ausbildung, welche sogar die von *Melittomma brasiliense* übertrifft, und zwar nur im männlichen Geschlecht, während derjenige der Weibchen völlig normal bleibt. *Hylecoetus flabellicornis* tritt nun nur ganz sporadisch auf, und zwar, wie die Beobachtungen von Pfeil zeigen, unter einer Copulation mit normalen *Hylecoetus dermestoides*-Weibchen. Seine Weibchen gleichen letzteren so völlig, daß sie gar nicht voneinander zu unterscheiden sind. Unter diesen Umständen gewinnt der von Pfeil geäußerte Gedanke eine gewisse Wahrscheinlichkeit, daß *Hylocoetus flabellicornis* nur eine Art Mutation der Männchen von *Hylecoetus dermestoides* sei. Es gelangten dort etwa, um eine ganz grobe Vorstellung zu gebrauchen, die Anlagestoffe für die Maxillaranlage in die Antennen und erzeugten dort auf ähnlicher Basis eine ganz ähnliche Bildung.

Vielleicht wird es später, wenn *Hylecoetus flabellicornis* irgendwo einmal wieder genauer beobachtet wird, gelingen, diese theoretisch sehr interessante Möglichkeit als wahr zu erweisen. — Auch über die Biologie der tropischen Lymexyloniden müssen wir weitere Angaben abwarten, um eventuell eine Aufklärung für die Umbildung der weiblichen Maxillartaster zu erhalten.

Hauptergebnisse.

1. Die männlichen und weiblichen Käfer von *Hylecoetus dermestoides* unterscheiden sich durch den Besitz verschieden ausgebildeter Maxillartaster.

2. Die Taster der Männchen sind stark modifiziert und werden von großen Nervenstämmen versorgt, wodurch das Geruchsorgan der Männchen bedeutend empfindlicher wird. Es dient in der Hauptsache zum Aufsuchen der Weibchen.

3. Durch Experimente wurde festgestellt, daß nach Ausschaltung der Maxillarpalpen der Männchen eine Copulation nicht mehr stattfand.

4. Der Fühler tritt an Empfindlichkeit bedeutend zurück.

5. Die Imagines nehmen während ihrer kurzen Lebensdauer keine Nahrung zu sich.

6. Die Larve braucht zur Entwicklung etwas länger als ein Jahr.

7. Das Bohrmehl passiert den Darm der Larve nicht.

8. In den Bohrgängen findet sich mit größter Regelmäßigkeit ein Pilz, Endomyces Hylecoeti Neger, von dessen Sporen sich die Larve nährt.

9. *Hylecoetus flabellicornis* besitzt im männlichen Geschlecht modifizierte Antennen und annähernd normale Palpen. Das Weibchen hat einfache Mundgliedmaßen.

10. Der männliche Fühler hat hier offenbar die gleiche Aufgabe wie die Maxillarpalpe bei *Hylecoetus dermestoides*.

11. Bei *Lymexylon navale* ist im männlichen Geschlecht der Taster als sekundäres Geschlechtsmerkmal stark verändert.

12. Auch die tropischen Formen der Lymexyloniden zeigen in der Ausbildung ihrer Taster und Fühler starke Abweichungen, die sich bei *Melittomma* im männlichen Geschlecht äußern, während sie bei *Atractocerus* wahrscheinlich beide Geschlechter, wenn auch in verschiedener Stärke, betreffen. Die einzelnen Arten dieser Gattungen lassen sich in Reihen ordnen, deren Glieder hinsichtlich des Baues ihrer Mundanhänge an Kompliziertheit immer mehr zunehmen.

Leipzig, Zoologisches Institut, November 1911.

Literatur.

1. G. Balbiani, Note sur les antennes servant aux insectes pour la recherche des sexes. Annales de la société entomologique de France. 4. Série. 1866.
2. Bechstein-Scharfenburg, Vollständige Naturgeschichte der schädlichen Forstinsekten. Leipzig 1804.
3. K. Bedau, Das Facettenauge der Wasserwanzen. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. XCVII. 1911.
4. J. Bourgeois, Malacodermes et Lymexylonides. Annales de la société entomologique de France. Bd. LXXIV. 1905.
5. — Lymexylonidae. Annales de la société entomologique de Belgique. Bruxelles 1909. Band LIII.
6. — Malacodermes et Lymexylonides de Ceylon. Annales de la société entomologique de France. Bd. LXXVIII. 1909.
7. G. Brandes, Über Duftapparate bei Käfern. Zeitschr. f. Naturwissensch. Stuttgart 1899.
8. Burmeister, Beobachtungen über den feineren Bau des Fühlerfächers der Lamellicornier, als eines mutmaßlichen Geruchswerkzeuges. D'Alton und Burmeisters Zeitung für Zool., Zoot. und Palaeozool. 1848. Bd. I.
9. — Handbuch der Entomologie. Berlin 1852.
10. Jos. Chadima, Über die von Leydig als Geruchsorgane bezeichneten Bildungen bei den Arthropoden. Mitteilungen des Naturw. Vereins für Steiermark. 1873.
11. Dahl, Das Gehör- und Geruchsorgan der Spinnen. Archiv für mikroskopische Anatomie. Bd. XXIV. 1885.

12. Deegener, Entwicklung der Mundwerkzeuge und des Darmkanals von Hydrophilus. Zeitschr. f. wiss. Zool. 1900. Bd. LXVIII.
13. Ebert, Über die Bedeutung der Antennen bei den Insekten. Sitzungsbericht der Gesellschaft Isis. Dresden 1877.
14. Erichson, De fabrica et usu antennarum in insectis. Berlin 1847.
15. Fabricius, Systema eleuteratorum II. 1801.
16. A. Forel, Beitrag zur Kenntnis der Sinnesempfindungen der Insekten. Mitteilungen des Münchener entomolog. Vereins. 1878.
17. — Études myrmecologiques en 1884 avec une description des organes sensoriels des antennes. Bull. Soc. Vaudoise des sciences natur. 9. Série. Lausanne 1884.
18. Fröhlich, Zur Funktion der Insektenfühler bei den Insekten (Auszug) Naturforscher. 10. Jahrg. 1877.
19. V. Graber, Neue Versuche über die Funktion der Insektenfühler. Biolog. Centralblatt. Bd. VII. Nr. 1. 1887.
20. Gutfleisch, Käfer Deutschlands. Darmstadt 1859.
21. G. Hauser, Physiologische und histologische Untersuchungen über das Geruchsorgan der Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXXIV. 1880.
22. Imhoff, Einführung in das Studium der Coleopteren. Basel 1856.
23. Joseph. Über Sitz und Bau der Geruchsorgane bei den Insekten. Bericht der 50. Versamml. deutscher Naturforscher u. Ärzte in München 1877. S. 174.
24. Kaltenbach, Die Pflanzenfeinde aus der Klasse der Insekten. Stuttgart 1874.
25. H. J. Kolbe, Einführung in die Kenntnis der Insekten. Berlin 1893.
26. Kolbe, Käfer Deutsch-Ostafrikas. 1877.
27. K. Kraepelin, Über die Geruchsorgane der Gliedertiere. Osterprogramm der Realschule des Johanneums. Hamburg 1883.
28. Leydig, Die Hautsinnesorgane der Arthropoden. Zool. Anzeiger. Bd. IX.
29. Linné, Fauna Suecica. 1761.
30. — Reisen durch Westgothland. Halle 1765.
31. — Systema naturae. II.
32. Lubbock, Die Sinne und das geistige Leben der Tiere, insbesondere der Insekten. Internat. wiss. Bibliothek. Bd. LXVII.
33. Mayer, Sopra certi organi di senso nelle antenne dei ditteri. Roma 1879.
34. Murray, List of coleoptera received from old Calabar on the west coast of Africa. Annals and magazine of natur. history. III. Serie. Vol. XX. London 1867.
35. Nagel, Die niederen Sinne der Insekten. Tübingen, Verlag von Franz Pietzcker, 1892.
36. — Vergleichend physiologische und anatomische Untersuchungen über den Geruchs- und Geschmackssinn und ihre Organe. Bibliotheca zoologica. Bd. VII. 1894.
37. — Über das Geschmacksorgan der Schmetterlinge. Zool. Anz. Nr. 543. 1897.
38. F W. Neger, Die Pilzkulturen der Nutzholzborkenkäfer. Centralblatt f. Bakterien- und Parasitenkunde. Abt. II. Bd. XX. 1908.

39. F. W. Neger, Die pilzzüchtenden Bostrychiden. Naturwiss. Zeitschr. f. Forst- und Landwirtschaft. 6. Jahrg. 1908. Hft. 5.
40. — Über Ambrosiakäfer. Aus der Natur. IV. Jahrg. 1908. Hft. 11.
41. — Ambrosiapilze. 2. Mitteilung. Berichte der deutschen botanischen Gesellschaft. Jahrg. 1909. Bd. XXVII. Hft. 7.
42. G. Newport, On the use of the antennae of insects. Transact. Entom. Soc. London. Vol. II. 1840.
43. A. Paasch, Von den Sinnesorganen der Insekten im allgemeinen, von Gehör- und Geruchsorganen im besonderen. Archiv f. Naturgesch. 39. Jahrg. Bd. I. 1873.
44. Packard, A text-book of Entomology. New-York 1903.
45. Pfeil, Bemerkungen zur Gattung Hylecoetus Latr. Stettiner entomologische Zeitschrift. 1859.
46. Plateau, Expériences sur le rôle des palpes chez les arthropodes maxillés. Première Partie: Palpes des insectes broyeurs. Bulletin de la société zoologique de France. Meulan 1885. Bd. X.
47. C. F. A. Porter, Experiments with the antennae of insects. American. Naturalist. Vol. XVII. 1883.
48. Puton, Referat über Mathieu, Hyl. derm. Annales de la société entomologique de France. p. CXXVII. Paris 1878.
49. O. vom Rath, Über die Nervenendigungen der Hautsinnesorgane der Arthropoden nach Behandlung mit der Methylenblau- und Chromsilbermethode. Berichte der naturforschenden Gesellschaft zu Freiburg. Bd. IX. Hft. 2. 1894.
50. — Zur Kenntnis der Hautsinnesorgane und des sensiblen Nervensystems der Arthropoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXI. 1896.
51. Ratzeburg, Die Forstinsekten I. Berlin 1837.
52. Redtenbacher, Fauna austriaca. II. Aufl. Wien 1858.
53. E. Reuter, Über den »Basalfleck« auf den Palpen der Schmetterlinge. Zool. Anz. 1888.
54. — Beiträge zur Untersuchung des Geruchssinnes. Zeitschr. f. klinische Medizin. Bd. XXII. 1893.
55. Robineau-Desvoidy, Sur l'usage réel des antennes chez les insectes. Annales de la société entomologique de France. 1842.
56. E. Röhler, Beiträge zur Kenntnis der Sinnesorgane der Insekten. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat u. Ontog. 1905. Hft. 2.
57. Ruland, Beiträge zur Kenntnis der antennalen Sinnesorgane der Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XLVI. 1888.
58. Rupertsberger, Biologie der Käfer Europas. Linz 1880.
59. F. F. Schelver, Versuch einer Naturgeschichte der Sinneswerkzeuge bei den Insekten und Würmern. Göttingen 1798.
60. Schenk, Die antennalen Sinnesorgane einiger Lepidopteren und Hymenopteren mit besonderer Berücksichtigung der sexuellen Unterschiede. Zool. Jahrb., Abt. f. Anat. u. Ontog. Bd. XVII. Hft. 3. 1903.
61. K. C. Schneider, Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere. Jena 1902.
62. Seidlitz, Fauna baltica. Königsberg 1891.
63. Stein, Vergleichende Anatomie und Physiologie der Insekten. I. Die weiblichen Geschlechtsorgane der Käfer. Berlin 1847.

64. Strohmeyer, Über die Lebensweise und Schädlichkeit des Hylecoetus dermestoides L. Naturwiss. Zeitschr. f. Land- und Forstwirtschaft. Bd. V. 1907.
65. Sturm, Deutschlands Fauna. Abt. V. Bd. VIII—XI. Nürnberg 1837.
66. Walker, On some undescribed Ceylon insects. Annals and magazine of nat. history. Vol. II. Serie III. London 1858.
67. E. Wasmann, Zur Bedeutung der Palpen bei den Insekten. Biolog. Centralblatt. IX. Bd. Erlangen 1890.
68. — Die Fühler der Insekten. Stimmen aus Maria-Laach. Freiburg i. B. 1891.
69. Westwood, An introduction to the modern classification of insects. London 1839.
70. Will, Das Geschmacksorgan der Insekten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XLII, 1885.

Erklärung der Abbildungen.

Buchstabenerklärung.

ch, Chitin;
gk, Ganglienkern;
hyp, Hypodermiskern;
m, Muskel;
mk, Muskelkern;
n, Nerv;
nf, Neurofibrille;
r, Gelenkring;
sch, Schutzborste;
sh, Sinneshaar;
sk, Sinneskegel;
tr, Trachee.

Tafel XXX.

Die Zeichnungen wurden meist mit dem Abbeschen Zeichenapparat aufgefangen.

Fig. 1. Längsschnitt durch ein Glied des männlichen Fühlers von *Hylecoetus dermestoides*. Oc. I, Obj. 6. 152.

Fig. 2. Längsschnitt durch einen Seitenzweig des Palpenansatzes von *Hylecoetus dermestoides* ♂. Oc. III, Obj. 6. 152. Etwas schematisiert.

Fig. 3. Querschnitt durch denselben Seitenzweig. Oc. III, Obj. 6. 152.

Fig. 4. Sagittalschnitt durch das dritte Palpenglied von *Hylecoetus dermestoides*. ♂. Oc. I. Obj. 6. 152.

Fig. 5. Frisch geschlüpfte Larve von *Hylecoetus dermestoides*. Oc. IV, Obj. 2, 152.

Tafel XXXI.

Fig. 6a. Männlicher Taster vou *Hylecoetus dermestoides*. Oc. III. Obj. 2. 152.

Fig. 6b. Männlicher Taster von *Hylecoetus dermestoides*. Oc. III. Obj. 2. 152.

Fig. 7. Ein Stück Buchenrinde mit Bohrlöchern, von innen gesehen.

Fig. 8. Eier von *Hylecoetus dermestoides* auf Buchenrinde.

Fig. 9. Schwanzgabel der Larve von *Hylecoetus dermestoides* während einer Häutung.

Das Nervensystem von Sepia officinalis L.

Von

Rudolf Hillig

aus Ehrenfriedersdorf in Sachsen.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Leipzig).

Mit 9 Figuren im Text und Tafel XXXII—XXXIV.

Inhalt.

Einleitung.

Mein hochverehrter Lehrer, Herr Professor CHUN, war so liebenswürdig, mich auf verschiedene Mängel in den bisherigen Untersuchungen über das Nervensystem der Cephalopoden, jener so hochstehenden und interessanten Mollusken aufmerksam zu machen. Ich begann deshalb, mich zunächst an unsrer *Sepia officinalis,* dem gemeinen Tintenfisch, einzuarbeiten und wollte dann meine Untersuchungen

auf eine größere Anzahl von dibranchiaten Cephalopoden ausdehnen. Es zeigte sich aber, daß die bisherigen Darstellungen zum Teil recht lückenhaft sind, und ich entschloß mich deshalb, nur das Nervensystem von *Sepia officinalis* einer möglichst gründlichen Bearbeitung zu unterziehen, um die Grundlage für weitere Untersuchungen auf diesem Gebiete schaffen zu helfen. Ich stellte mir die Aufgabe, das Nervensystem von *Sepia officinalis* in seiner äußeren Gestalt zur Darstellung zu bringen und zugleich kurze vergleichend anatomische Überblicke über die Nervensysteme der bis jetzt untersuchten decapoden Cephalopoden zu geben. Leider ist es mir nicht möglich, auch das Nervensystem der Octopoden in den Kreis meiner vergleichend anatomischen Betrachtungen zu ziehen, da wir außer der Arbeit von Meyer (1906) über *Opisthoteuthis depressa* keine neueren Untersuchungen über das Nervensystem irgendeines Octopoden besitzen. Vor allem will ich hier an die Arbeiten von Hancock (1852), Chéron (1866) und Chun (1910 b) anknüpfen und nach dem Vorgang des zuletzt genannten Autors nur lateinische Bezeichnungen anwenden. Außerdem werde ich, um den Zusammenhang bei meiner Darstellung nicht zu stören, immer nur in ganz kurzen Worten auf die früheren Autoren zurückkommen und dabei die wichtigsten vergleichend anatomischen Tatsachen hervorheben.

Es finden sich ferner in der Literatur noch keine ausreichenden Angaben, wie am zweckmäßigsten beim Präparieren des centralen Nervensystems von *Sepia* vorzugehen ist, und ich entschloß mich deshalb, die Art und Weise der Präparation etwas ausführlicher darzutun. Außer für zootomische Kurse dürften diese Winke auch für physiologische Versuche an *Sepia officinalis* von Vorteil sein.

Durch die beigegebenen Zeichnungen wird es hoffentlich gelingen, sich eine Vorstellung von dem hochentwickelten Nervensystem von *Sepia officinalis* machen zu können.

Im Literaturverzeichnis führe ich alle die mir zur Verfügung stehenden Werke an, soweit sie irgend etwas vom Nervensystem der dibranchiaten Cephalopoden berichten, um bei künftigen Arbeiten über dieses Gebiet das Zusammentragen der zerstreuten und umfangreichen Literatur zu erleichtern.

Vor allem danke ich meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geheimen Rat Professor Dr. Chun, auch an dieser Stelle für sein stetes Interesse an der Arbeit und für die vielseitigen Anregungen, die er mir zuteil werden ließ. Außerdem fühle ich mich den Assistenten am Zoologischen Institute, Herrn Professor Dr. Woltereck, Herrn Dr. Hempelmann und vor allem Herrn Dr. Steche zu großem Danke verpflichtet. Dank

schulde ich ferner Herrn Dr. VICTOR BAUER, Neapel, für die mannigfachen Ratschläge, mit denen er mich bei meinen Untersuchungen unterstützte und der Leitung der zoologischen Station in Neapel für Zustellung des gewünschten Materials.

Literatur.

Es sei mir gestattet, zunächst einiges über die Literatur zu sagen, die bei der Einarbeitung in die allgemeine Anatomie der Cephalopoden von Bedeutung ist. Es sind das folgende Werke:

KEFERSTEIN (1862/66); der Verfasser, der die Cephalopoden in BRONNS Klassen und Ordnungen des Tierreichs bearbeitet hat, bringt auch heute noch ganz brauchbare Zeichnungen über die Anatomie der Cephalopoden. Eine Neuauflage ist leider noch nicht erschienen.

LANG (1900); dieses Werk kommt vor allem bei der Einarbeitung in Betracht.

Über spezielle Teile der Anatomie der Cephalopoden berichten folgende Arbeiten:

BROCK (1880); der Verfasser gibt uns eine Beschreibung der Kopfmuskulatur sowie einiger Nerven der Decapoden.

GIRODS Arbeit (1882) behandelt eingehend den Tintenbeutel mit seiner Innervierung und Gefäßversorgung.

ZERNOFF (1869) und WATKINSON (1908) gehen näher auf die »Geruchsorgane« ein und beschreiben auch den Geruchsnerven. In der Arbeit von ZERNOFF finden wir außerdem eine ganz gute Zeichnung vom Gehirn von *Sepia officinalis* von der Ventralseite.

HEINRICH (1904) und WÜLKER (1910) geben uns Aufschluß über den Schlundkopf und die Speicheldrüsen.

In die Anatomie des Auges verschaffen uns folgende Werke einen Einblick.

LANGER (1850); der Verfasser berichtet über Augenmuskeln.

HENSEN (1865); dieses Werk behandelt die allgemeine Anatomie des Auges.

GRENACHER (1886), RAVITZ (1891), VON LENHOSSECK (1894) und HESSE (1900) verschaffen uns einen Einblick in den Bau der Retina.

BEER (1897) berichtet über die Accommodation des Cephalopodenauges.

HESS (1905) geht auf die Physiologie des Auges ein.

Über Geschlechtsorgane der dibranchiaten Cephalopoden orientieren wir uns am besten in den modernen Arbeiten von

Marchand (1907), wo wir eingehend den männlichen Leitungsapparat der Dibranchiaten behandelt finden und von

Döring (1908), in der der Bau und die Entwicklung des weiblichen Geschlechtsapparates und dessen Innervierung bei myopsiden Cephalopoden beschrieben wird.

Die statischen Organe finden eingehende Behandlung bei Owsjannikow und Kowalewsky (1866) und Hamlyn Harris (1903); in beiden Arbeiten werden auch die statischen Nerven berücksichtigt.

Über die Kiemen und Kiemennerven der Cephalopoden geben uns Aufschluß die Arbeiten von Joubin (1885) und Schäfer (1904).

Einen Überblick über die Physiologie verschafft uns das Buch von Bauer (1909). Der Verfasser führt uns nicht nur in die Physiologie der Cephalopoden ein, sondern kommt auch ausführlicher auf das Nervensystem zu sprechen, weshalb wir noch öfter auf diese treffliche Arbeit zurückkommen werden. Außerdem finden wir hier ein gutes Literaturverzeichnis.

Die Werke, die nun speziell auf das Nervensystem der dibranchiaten Cephalopoden bzw. einzelner Teile desselben eingehen, sind recht umfangreich und verstreut, so daß es ziemlich schwer ist, sich einen Überblick über die in Betracht kommende Literatur zu verschaffen.

Ich kann deshalb auch nicht auf jede einzelne Arbeit näher eingehen, und es sei mir darum gestattet, nur die Hauptwerke kurz zu besprechen, während diejenigen Arbeiten, die nur gelegentlich über das Nervensystem berichten, bei den betreffenden Abschnitten herangezogen werden sollen.

Die ältere Literatur ist mit wenig Ausnahmen in der trefflichen Arbeit von Chéron (1866) einer eingehenden Besprechung und Würdigung unterzogen worden, so daß es sich erübrigt, nochmals auf diese Arbeiten einzugehen; viele von ihnen sind im Literaturverzeichnis zu finden. Nicht bekannt ist allerdings Chéron die wichtige Arbeit von Hancock (1852) über das Nervensystem von *Ommastrephes* (*Ommatostrephes*) *todarus*. Der Verfasser gibt uns in diesem Werke eine ziemlich umfangreiche und genaue Beschreibung des Nervensystems dieses Oegopsiden, und ich werde daher im folgenden noch oft auf diese Arbeit zurückkommen. Trotzdem wäre es notwendig, daß diese Angaben Hancocks einer Nachprüfung unterzogen würden.

Chéron (1866) beschreibt in seiner Arbeit »Recherches pour servir à l'histoire du système nerveux des Céphalopodes dibranchiaux« das Nervensystem von *Eledone moschata, Octopus vulgaris, Sepia officinalis* und *Loligo* und gibt zugleich vergleichend anatomische Überblicke.

Wenn Chéron mit seinen Untersuchungen nicht soweit gelangt ist, als es uns heute möglich ist, so liegt das hauptsächlich an dem Mangel von optischen Instrumenten, wie sie uns jetzt bei der Präparation zur Verfügung stehen. Trotzdem hat uns dieser Forscher gute Grundlagen geschaffen, auf denen wir weiter aufbauen können. Ich kann hier nicht näher auf diese Arbeit eingehen, sondern werde bei der Besprechung der einzelnen Teile des Nervensystems von *Sepia* immer und immer wieder auf diesen Autor zurückkommen und seine Befunde würdigen.

Die Schilderung, die Chéron vom Nervensystem von *Loligo* gibt, deckt sich fast vollkommen mit derjenigen bei *Sepia*, und ich werde deshalb nur die wenigen Abweichungen hervorheben, durch die sich, nach seinen Untersuchungen wenigstens, *Loligo* von *Sepia* unterscheidet.

In demselben Jahre und unabhängig von den Untersuchungen Chérons erscheint eine gemeinsame Arbeit der russischen Forscher Owsjannikow und Kowalewsky (1866) »Über das Nervensystem und das Gehörorgan der Cephalopoden«. Diese Autoren beschränken sich auf die Untersuchungen des centralen Nervensystems und richten ihr Augenmerk hauptsächlich auf seine Histologie. Wie schon oben erwähnt, geben sie außerdem eine Beschreibung des statischen Organs.

Bei Clark (1868) finden wir eine Schilderung der Augenganglien, auf die wir noch zurückkommen werden.

Die nächste Abhandlung, die uns hier interessiert, ist die von Stieda (1874) über das centrale Nervensystem von *Sepia officinalis*. Der Verfasser gibt allerdings nur auf vier kurzen Seiten eine äußere Beschreibung der Ganglien und nur mangelhafte Abbildungen, während er erheblich ausführlicher auf den feineren Bau eingeht.

Im Jahre 1877 erscheint die »Vergleichende Anatomie des Nervensystems und Phylogenie der Mollusken« von H. von Ihering. Der Verfasser schildert unter anderem auch (S. 251—255) in kurzen Worten das Nervensystem von *Sepia officinalis* und gibt Taf. 5, Fig. 21 eine Darstellung davon. Wir werden weiter unten sehen, daß diese Angaben H. von Iherings zum Teil recht große Lücken aufweisen, zum Teil sogar unrichtig sind. Obengenannte Zeichnung ist auch in moderne Lehrbücher übernommen.

Dietl (1878) geht in seiner Arbeit hauptsächlich auf die Histologie des centralen Nervensystems von *Eledone* und *Sepiola* ein und unterscheidet auf Schnitten durch das Cerebralganglion eine Anzahl von Lappen (lobi), deren Bezeichnung wir übernehmen wollen. Außerdem hat der Autor S. 484 die bis dahin angewandten Bezeichnungen der Teile des centralen Nervensystems tabellarisch zusammengestellt.

Kopsch (1895 und 1899) behandelt in seinen Arbeiten hauptsächlich die histologische Struktur der Augenganglien und bringt auch eine Beschreibung ihrer äußeren Gestalt.

Meyer (1906) gibt uns eine ausgezeichnete Anatomie von *Opisthoteuthis depressa* und geht dabei sehr ausführlich auf das Nervensystem dieses eigenartig deformierten Octopoden ein. Da wir aber außer dieser Arbeit keine modernen Untersuchungen über das Nervensystem der Octopoden besitzen, muß ich es mir leider versagen, auch auf diese Gruppe von Cephalopoden vergleichend anatomisch mit einzugehen.

Williams (1909) bringt in seiner Anatomie über *Loligo Pealii* einiges über das Nervensystem dieses Myopsiden, weshalb wir noch auf diese Arbeit zurückzukommen haben.

Im Jahre 1910 erschienen zwei Arbeiten von Chun, die für meine vorliegende Untersuchung von der größten Bedeutung waren: denn hier haben wir zum ersten Male zwei auf modernen Grundlagen fußende Bearbeitungen des Nervensystems decapoder Cephalopoden.

Die eine Arbeit (1910 a) ist eine vorläufige Mitteilung über die Anatomie von *Spirula australis*, in der wir unter anderem auch S. 175/76 eine kurze Beschreibung und eine Zeichnung vom centralen Nervensystem dieses Myopsiden nebst austretenden Nerven finden.

Das andre Werk Chuns (1910 b), das für meine Untersuchungen von größter Wichtigkeit ist, sind die »Oegopsiden der deutschen Tiefseeexpedition« in dem unter anderm das Nervensystem von *Chiroteuthis imperator*, eines außerordentlich langgestreckten Oegopsiden, ausgezeichnet dargestellt ist. Gerade diese Untersuchungen boten mir gute Unterlagen für meine Arbeit, und ich werde deshalb noch oft auf das Nervensystem dieses niedrig stehenden Cephalopoden zu sprechen kommen.

Die übrigen, im Literaturverzeichnis angeführten Arbeiten enthalten entweder nur Zusammenstellungen der Resultate andrer Autoren, oder berichten nur über die Histologie einzelner Ganglien oder führen uns spezieller in die Physiologie ein; sie besitzen also für uns hier untergeordnete Bedeutung und sind nur der Vollständigkeit halber mit angeführt.

Material und Methodik.

Das Material wurde von der Zoologischen Station in Neapel geliefert, und zwar benutzte ich Männchen und Weibchen von *Sepia officinalis* in ziemlich großen Exemplaren. Besonders vorteilhaft für die Untersuchung des centralen Nervensystems erwies sich die be-

kannte Konservierung mit 4%igem Formol (konzentriertes Formol = 40%). Vor der Präparation ist es unbedingt nötig, dieses Formolmaterial viele Wochen lang zu wässern und zwar am besten unter mehrmaligem Wasserwechsel. Das Muskelfleisch wird dadurch anmazeriert und weicher, so daß es sich leicht von den resistenteren Nerven entfernen läßt. Vor allem werden durch diese Mazerationsmethode auch die Membranen, in denen oft die Nerven verlaufen, durchsichtig, während die Nerven selbst sich kaum verändern.

Ferner ließ sich auch ganz altes Alkoholmaterial noch sehr vorteilhaft für Nervenpräparate verwenden.

Herr Dr. Victor Bauer, Neapel, war so liebenswürdig, mich auf die Konservierung mit Chromessigsäure (nach Dr. Naef, Neapel) aufmerksam zu machen. Herr cand. rer. nat. Richter brachte mir hierüber folgende Vorschrift aus Neapel mit:

»Den frischgefangenen Cephalopoden wird der Mantel aufgeschnitten und dem Seewasser, in dem sie sich befinden, etwas 4%iges Formol zugegeben. Nach 1—2 Stunden ist eine mäßige Härtung eingetreten; die Exemplare werden mit Süßwasser abgewaschen und kommen dann zwei Tage in eine verdünnte Chromessigsäurelösung, wobei man auf

9 Teile Wasser
1 Teil Lösung

gibt.

Die Chromessigsäurelösung selbst besteht aus

50 Teilen Essigsäure (Eisessig)
10 » Chromsäure (kristallin)
40 » Wasser (destilliert).

Nach dieser Fixierung mit Chromessigsäurelösung werden die Exemplare 5—8 Tage lang gewässert (Süßwasser) und dann sofort in 70%igen Alkohol gebracht, der mehrmals zu wechseln ist.«

Diese Chromessigsäuremethode ist besonders geeignet für die Präparation des peripheren Nervensystems. Das Muskelfleisch ist bedeutend gelockert und etwas grünlich gefärbt, während die Nerven gelblich erscheinen. Dagegen zerfiel das centrale Nervensystem sehr leicht bei dieser Konservierungsmethode, weshalb zur Präparation desselben Formolmaterial benutzt wurde.

Präpariert wurde mit einer feinen Pincette und spitzen krummen Schere. Das Objekt wurde beleuchtet mit direktem Tageslicht oder bei feineren Nervenpräparationen mit Gaslicht, das man am besten durch eine sogenannte »Schusterkugel« schickt, wobei man möglichst alles

Seitenlicht abblendet. Öfteres Drehen und Wenden des Objektes ließ oft nichtgesehene Partien hervortreten.

Selten wurde makroskopisch präpariert. Meist gelangte vielmehr eine binoculäre Lupe (auch GREENOUGHsches Mikroskop genannt) nach CARL ZEISS, Jena, zur Anwendung, die man auf einen Hartgummifuß aufschraubt und in das Präparierbecken stellt.

Es sei hier einiges bemerkt über die Orientierung der dibranchiaten Cephalopoden. Neuerdings hat sich die Sitte geltend gemacht, die Cephalopoden ihrer phylogenetischen Entwicklung gemäß auf den Kopf zu stellen und zu sagen, die Arme seien unten, die Spitze des Eingeweidesackes oben, die Schulpseite vorn und die Trichterseite hinten. Wir dagegen werden im folgenden nur die physiologische Orientierung gelten lassen. Wir betrachten die Schulpseite als Rückenseite, ventral gelegen ist der Trichter, vorn befindet sich der Kopf mit den Armen und hinten die Eingeweidespitze; der unpaare Ausführgang der Geschlechtsorgane liegt also bei *Sepia* auf der linken Seite.

Als einzige Ausnahme könnte man die Orientierung gelten lassen, die MEYER für *Opistoteuthis depressa* annimmt; denn hier ist das Tier wirklich »auf den Kopf gestellt«, und die physiologische Achse ist bedeutend verkürzt. Wollten wir aber vergleichend anatomische Betrachtungen über die verschiedenen Nervencentren und die austretenden Nerven anknüpfen, so müßten wir das Gehirn von *Opisthoteuthis depressa* erst um 90 Grad gedreht denken, d. h. wir müßten es in die Lage bringen, die für die übrigen Cephalopoden die physiologische ist.

Will man sich ein Präparat vom centralen Nervensystem von *Sepia officinalis* verschaffen, so lege man das Tier auf die Ventralseite und entferne durch einen Längsschnitt den Schulp. An der Stelle nun, wo der Nackenknorpel zwischen den beiden mächtigen Augen am weitesten nach vorn sich erstreckt, hebe man die Kopfmuskulatur ab und zwar auf einem Kreis von etwa 1 cm Durchmesser bei großen Exemplaren. Man gelangt so, in die Tiefe gehend, genau auf den Teil des Kopfknorpels, der das Ganglion cerebrale wie eine Halbkugel überwölbt. Diesen entfernt man dann noch vorsichtig und gelangt so zu dem Hirnganglion.

Man präpariere dann weiter nach außen, wobei man sehr bald mehrere Nerven, die ungefähr von unten nach oben den Kopfknorpel durchsetzen und sich dann verzweigen, bemerken wird; es sind das die nervi postorbitales und nervi ophthalmici superiores, deren genaueren Verlauf wir weiter unten kennen lernen werden. Man verfolge diese Nerven soweit als möglich, hebe sie von der Unterlage ab und entferne

den sogenannten »weißen Körper«, der wie ein Polster das Ganglion cerebrale umschließt. Beim weiteren Präparieren nach außen trifft man auf den kurzen aber starken nervus opticus, der bald zu dem mächtigen bohnenförmigen Augenganglion anschwillt. Dieses liegt direkt dem Augenbulbus an, wie uns Fig. 1 zeigt.

Die hinter dem Ganglion cerebrale liegende Kopfmuskulatur, der Ösophagus, die hinteren Speicheldrüsen mit Ausführgängen und die Aorta cephalica werden dann ebenfalls entfernt, ebenso die vorderen Spitzen der beiden Leberlappen. Auf diese Weise gelingt es uns, die dorsale Decke des Ganglion viscerale und die von ihm austretenden Nerven: die Eingeweidenerven (Nervi viscerales) in der Mitte der Hinterseite, die starken Mantelnerven (Nervi palliales) an den hinteren äußeren Ecken und dicht daneben die Nervi collares freizulegen.

Durch den Augenknorpel wird man auch bald einen seitlich komprimierten Nerven durchscheinen sehen, der an der Außenseite des Ganglion viscerale entspringt und nach hinten verläuft. Es ist das der Nervus retractoris capitis anterior.

Hat man das Gehirn in der vorgeschriebenen Weise freigelegt, so erhält man ein Präparat, wie es uns Tafel XXXII, Fig. 1 genau wiedergibt. Es empfiehlt sich, wie hier, zunächst nur eine Seite freizulegen, damit man die andre immer noch als Kontrolle verwenden kann.

Um nun das Gehirn und die austretenden Nerven weiter kennen zu lernen, durchtrenne man vorsichtig die große Zahl von Nerven, die von Augenganglien ausgehen und sofort in den Augenbulbus eindringen. Hebt man dann das Auge heraus, so sieht man an seiner Innenseite die Eintrittsstellen der Sehnerven, wie es uns Tafel XXXII, Fig. 4 vom rechten Auge zeigt.

Auf dem Nervus opticus gewahren wir ein reichlich stecknadelkopfgroßes ganglionäres Knötchen, das Ganglion pedunculi (olfactorium). Nachdem man dann noch den Rest des »weißen Körpers«, der vor allem das Augenganglion auch auf der Ventralseite umgibt, entfernt hat, durchtrennt man den Nervus opticus zwischen dem Ganglion pedunculi und dem Augenganglion. Es gelingt so, das Ganglion opticum unversehrt zu erhalten; Fig. 2 und 3 zeigen uns das linke Augenganglion von außen bzw. innen.

Die weitere Präparation des centralen Nervensystems von *Sepia* erfolgt nun von der Seite, d. h. man legt das Präparat so, daß man auf die Durchschnittfläche des Nervus opticus schaut. Man entfernt zunächst den Knorpel, der den Sehnerven umgibt, wodurch die Seiten des Cerebralganglion freigelegt werden. Dann gehe man daran, die

Armnerven, die vorn aus dem Ganglion brachiale ihren Ursprung nehmen, von dem umgebenden Muskelfleisch zu befreien; dabei achte man vor allem auf die Nervi antorbitales superiores, die in der Nähe des ersten Armnerven entspringen, und die Nervi antorbitales inferiores mit dem Nervus ophthalmicus inferior anterior, die unten aus dem Brachialganglion in der Nähe des vierten Armnerven austreten.

Weiter sieht man am Hinterrande des Nervus opticus die Ursprungsstelle des dünnen Riechnerven und direkt darunter diejenige des Nervus oculomotorius posterior. Auf der Ventralseite des Ganglion viscerale sieht man nach weiterer Präparation den hinteren Trichternerven entspringen und mit dem vorderen Nerv der Vena cava die äußere Wand des statischen Organs durchsetzen. Auf der Ventralseite des Ganglion pedale bemerkt man dann den starken vorderen Trichternerven mit dem Nervus ophthalmicus inferior posterior und die ins statische Organ eindringenden statischen Nerven.

Endlich fällt uns ein starker Nerv an der vorderen Außenseite des Ganglion pedale auf; es ist dies der Nervus oculomotorius anterior.

Man präpariert nun weiter von der Dorsalseite, und zwar wird man jetzt das vor dem Ganglion cerebrale und auf dem Ösophagus liegende Oberschlundganglion (Ganglion buccale superius) freilegen. Mit diesem durch ein Commissurenpaar verbunden und auf der Ventralseite des Ösophagus bzw. des Schlundkopfes gelegen finden wir schließlich das Unterschlundganglion (Ganglion buccale inferius).

Die Visceral-, Pallial- und vorderen und hinteren Trichternerven präpariert man weiter, nachdem ihre Austrittsstellen festgelegt sind, von der Ventralseite. Durch einen medianen Längsschnitt öffnet man den Mantel und sieht sogleich das Sternganglion, von dem aus dann der Flossennerv präpariert wird. Die Visceralnerven findet man noch etwas vor dem After, an den Seiten der Hohlvene. Die Trichternerven endlich wird man unschwer in der Mitte der dorsalen Trichterwand verlaufen sehen. Große Mühe dagegen macht die Präparation der Nerven, die im Tintenbeutel verlaufen, da durch den Sepiafarbstoff das Gesichtsfeld immer und immer wieder verdunkelt wird.

Die ganglionären Centren und ihre Commissuren.

Wir finden in der Literatur schon zum Teil gute Beschreibungen vom centralen Nervensystem von *Sepia officinalis*, so vor allem in der Arbeit von Chéron (1866), dagegen sind diejenigen von Owsjannikow und Kowalewsky (1866), Stieda (1874) und von Ihering (1877), soweit sie auf die äußere Gestalt des Gehirns eingehen, recht lückenhaft.

Vor allem aber lassen uns die Figuren der Autoren oft im Stich, so daß ich es für angebracht halte, das centrale Nervensystem von *Sepia* nochmals im Zusammenhange zu beschreiben und vor allem genaue Zeichnungen davon zu geben.

Das Gehirn von *Sepia* setzt sich, wie dasjenige aller dibranchiaten Cephalopoden, aus einem, aus mehreren Ganglien bestehenden Schlundring zusammen, der den Ösophagus kurz nach seinem Austritt aus dem Schlundkopf umgibt. Über dem Ösophagus liegt das bekannte Cerebralganglion. Unter dem Ösophagus gelegen und mit dem Ganglion cerebrale durch zwei Commissurenpaare verbunden finden wir die untere Masse des Schlundringes, die sich als aus drei Paaren von Ganglienknoten zusammengesetzt erweist; vorn liegen die Brachialganglien, in der Mitte die Pedalganglien, hinten die Visceralganglien.

Die beiden Ganglien eines jeden Paares sind aber so aneinander gerückt, daß man äußerlich die Doppelnatur kaum noch erkennen kann. Außerdem liegen diese Ganglienpaare bei *Sepia* so eng zusammen, daß es oft schwer fällt zu sagen, aus welchem Ganglion die Nerven entspringen. Ich halte wegen dieser starken Konzentrierung es auch für durchaus gerechtfertigt, das centrale Nervensystem als »Gehirn« zu bezeichnen. Vollkommene Symmetrie herrscht im Aufbau des centralen Nervensystems, und ich werde deshalb in der weiteren Beschreibung oft nur die eine Seite besprechen.

Die breite Commissur, die auf beiden Seiten des Ösophagus das Ganglion cerebrale mit dem Visceral- und Pedalganglion verbindet, bezeichne ich als Commissura lateralis und die vom Vorderrande des Ganglion cerebrale nach dem Brachialganglion hinziehende Commissur wird Commissura cerebro-brachialis genannt. Auf diese Weise wird also der Ösophagus von einem geschlossenen ganglionären Ring (Schlundring) umgeben.

Vor dem Cerebralganglion und mit ihm durch eine Commissur verbunden liegt noch ein kleines Ganglienknötchen, das Ganglion buccale superius (Oberschlundganglion) und darunter, also auf der Unterseite des Ösophagus bzw. Schlundkopfes, das Ganglion buccale inferius (Unterschlundganglion).

Soviel zur allgemeinen Orientierung.

Ganglion cerebrale.

Wie schon oben gesagt, sind die Cerebralganglien zu einem einzigen Ganglienknoten vereinigt, so daß man auf der Mittellinie nur noch zwei leichte Einschnürungen erkennt.

Das Hirnganglion (Taf. XXXIII, Fig. 7, 8 und Taf. XXXIV, Fig. 9 *g.cer*) setzt sich aus verschiedenen Abschnitten zusammen, die man schon äußerlich bei *Sepia* wahrnehmen kann. Für diese Teile des Cerebralganglions sind von den einzelnen Autoren die verschiedensten Bezeichnungen gewählt worden; sogar die Benennung »Kleinhirn« und »große Hemisphären« findet man.

Dietl (1878) hat S. 484 diese verschiedenen Bezeichnungen der Autoren in eine Tabelle zusammengestellt, auf die ich hier verweisen möchte. Ich werde die Namen wählen, die Dietl, allerdings bei der mikroskopischen Untersuchung des Ganglion cerebrale von *Sepiola*, den entsprechenden Abschnitten gegeben hat.

Das Ganglion cerebrale zeigt von oben betrachtet (Fig. 7) ungefähr birnförmige Gestalt. Sein hinterster Abschnitt, der den größten Teil der Oberfläche einnimmt, liegt wie eine Ellipse dem übrigen Massiv auf und zeigt vorn und hinten, also in der Mittellinie des Tieres, zwei leichte Einschnürungen, die auf die ursprüngliche Zweiteilung hinweisen. Diesen Lappen, der also wie eine Kuppe dem Ganglion cerebrale aufsitzt, bezeichnen wir nach dem Vorschlag von Dietl als Scheitellappen = Lobus verticalis (Fig. 7, 8 *lob.vert*). Vor diesem befindet sich ein bedeutend kleinerer Abschnitt, der sich durch eine leichte Querfurche von dem Scheitellappen abhebt und nach vorn sich kegelförmig verschmälert. Es ist dies nach Dietl der obere Frontallappen = Lobus frontalis superior (Fig. 7, 8 *lob.front.sup*). Vor diesem endlich finden wir einen sehr schmalen Abschnitt, der sozusagen die Spitze des Kegels bildet und von dem, wie wir weiter unten sehen werden, die Commissuren nach dem Oberschlundganglion und dem Brachialganglion abgehen. Eine leichte Querfurche trennt ihn vom vorhergehenden. Diesen Teil des Ganglion cerebrale bezeichnen wir nach Dietls Nomenklatur als unteren Frontallappen = Lobus frontalis inferior (Fig. 7, 8 *lob.front.inf*).

Bei der Präparation des Ganglion cerebrale von der Seite (Fig. 8) bemerkt man nun etwas unterhalb der Stelle, wo die Commissura cerebro-brachialis austritt, eine Furche und zwar verläuft sie in einem Bogen bis zum oberen Rande der Austrittsstelle des Nervus opticus. Diese Furche, die auch in Fig. 8 zu erkennen ist, grenzt den unteren Frontallappen von einem andern darunter gelegenen Abschnitt des Ganglion cerebrale ab, den wir als vorderen Basallappen = Lobus basalis anterior bezeichnen.

Ich bemerkte schon oben, daß der Scheitellappen nur wie eine Kuppe auf einer ganglionären Masse ruht (Fig. 7), die ein wenig nach hinten und vor allem nach den Seiten hervorragt und hier in die mäch-

tigen Sehnerven übergeht. Dieser Lappen, auf dem die anderen zum Teil ruhen, ist von DIETL hinterer Basallappen = Lobus basalis posterior (Fig. 7, 8 *lob.bas.post.*) genannt worden. Eine die beiden Basallappen trennende Furche konnte ich nicht finden, da sie wahrscheinlich durch die Commissura lateralis, bzw. den austretenden Nervus opticus verdeckt wird. Es zeigt sich also (Fig. 8), daß das Hirnganglion von *Sepia officinalis* stark entwickelt ist, was sicher mit der kräftigen Ausbildung des Sehnerven, der in ihm wurzelt, zusammenhängt.

Wie schon oben erwähnt wurde, gehen drei Commissurenpaare vom Ganglion cerebrale aus; zunächst sei die Seitencommissur (Commissura lateralis) erwähnt, die fast dieselbe Breite besitzt wie das Hirnganglion.

Von der Vorderseite des Ganglion cerebrale und zwar vom Lobus frontalis inferior entspringen dicht nebeneinander zwei ziemlich kräftige Commissuren: die Commissura cerebro-buccalis (Fig. 7, 8 *c.cer.buc.*) und nach außen von dieser, und zwar dicht in ihrer Nähe, die Commissura cerebro-brachialis (Fig. 7, 8 *c.cer.brach*).

Es entspringen folgende Nerven aus dem Cerebralganglion: Nervus opticus, Nervus postorbitalis, Nervi ophthalmici superiores, Nervus olfactorius.

Ganglion viscerale.

Am Visceralganglion (Taf. XXXIII, Fig. 7, 8 *g.visc*) kann man eine äußere Zweiteilung nicht mehr erkennen. Es liegt mit seiner Ventralseite dem statischen Organ auf und wird außen vom Kopfknorpel eingeschlossen. Von der Seite betrachtet (Fig. 8) zeigt uns das Visceralganglion ungefähr die Gestalt eines Quadrates, dessen Ecken abgerundet sind, während bei der Betrachtung von oben (Fig. 7) das dorsale Dach mehr die Form eines Rechtecks wiedergibt. In der Mitte, wo der Ösophagus, die Aorta cephalica und der Ausführgang der hinteren Speicheldrüsen der Dorsalseite des Eingeweideganglions aufliegen, erscheint es ein wenig eingedrückt, so daß das Visceralganglion wie ein querliegender Balken den Ösophagus zu stützen scheint.

An den Außenseiten hängt das Visceralganglion mit dem Pedalganglion zusammen; außerdem strahlt die breite Commissura lateralis nach den Außenrändern des Ganglion viscerale aus. Der statische Knorpel, der sich an der Grenze zwischen Visceral- und Pedalganglion nach oben in eine knorpelige Membran auszieht, bewirkt dagegen eine vollkommene Trennung dieser beiden Ganglien in der Mitte, während sie, wie schon erwähnt, an der Außenseite verbunden sind. Durch

diesen Spalt geht nun ein Zweig der Aorta cephalica, die Arteria brachialis, von oben nach unten hindurch, um dann, nachdem sie die Ventralseite des Gehirns erreicht hat, nach vorn umzubiegen und auf der Ventralseite des Ganglion pedale und brachiale zu den Armen zu ziehen. Ein medianer Längsschnitt durch das centrale Nervensystem wird uns also das Visceralganglion und Pedalganglion durch diese knorpelige Membran, die vom statischen Knorpel ausgeht, getrennt zeigen. Genau dasselbe Verhalten finden wir nach Chun (1910 b, Taf. 41, Fig. 5) bei *Chiroteuthis imperator*, wo wir wie bei *Sepia* die Arteria brachialis zwischen dem Ganglion viscerale und pedale hindurch verlaufen sehen.

Chéron kennt bei *Sepia* diese trennende Furche (sillon), doch zeichnet er in seiner Fig. 41, die einen Längsschnitt durch das Gehirn darstellt, Visceral- und Pedalganglion fälschlicherweise zusammenhängend. Dagegen bringen Owsjannikow und Kowalewsky diese Verhältnisse ganz richtig in Fig. 1, Taf. 3 zur Darstellung.

Im Visceralganglion wurzeln eine ganze Anzahl wichtiger Nerven. Es sind das auf jeder Seite: Nervus visceralis, Nervus pallialis, Nervus collaris, Nervus depressoris capitis anterior, Nervus infundibuli posterior und Nervus venae cavae anterior. Eine genauere Beschreibung der einzelnen Nerven soll weiter unten gegeben werden.

Ganglion pedale.

Das mittlere der drei unter dem Ösophagus gelegenen Ganglien, das Ganglion pedale (Taf. XXXIII, Fig. 7, 8 *g.ped*) hängt nach hinten mit dem Visceral-, nach vorn mit dem Brachialganglion zusammen. Es ist ungefähr so groß wie das Eingeweideganglion, nur etwas langgestreckter. Die Außenseiten sind abgerundet; der Dorsalseite liegt der Ösophagus, der gemeinsame Ausführgang der hinteren Speicheldrüsen und ein Ast der Aorta cephalica, die Arteria pharyngealis (buccalis) auf. Die Ventralseite des Pedalganglion ruht zum Teil noch auf dem statischen Organ, zum Teil auf dem Kopfknorpel, der nach vorn ungefähr bis zu der Stelle reicht, wo Pedal- und Brachialganglion ineinander übergehen.

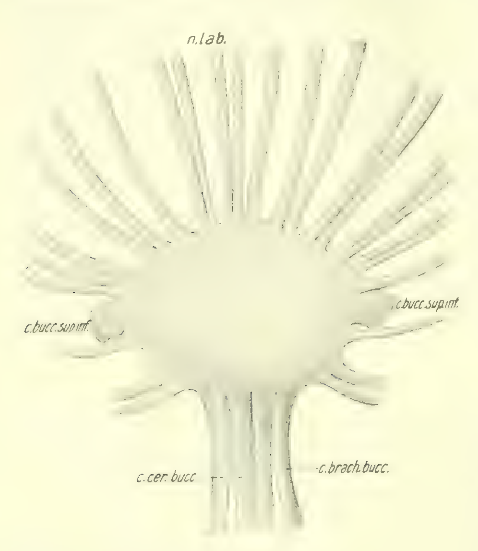
Vor allem aber strahlt die Commissura lateralis, die, wie schon erwähnt, vom Cerebralganglion kommt, am oberen Rande des Ganglion pedale breit aus, so daß es unmöglich ist, äußerlich die genauen Grenzen zwischen Cerebral- und Pedalganglion einerseits und zwischen Cerebral- und Visceralganglion anderseits anzugeben.

Es nehmen folgende Nerven ihren Ursprung aus dem Pedalganglion: Der Nervus infundibuli anterior mit dem Nervus ophthalmicus

inferior posterior, der Nervus oculomotorius posterior und der Nervus oculomotorius anterior, deren genauere Beschreibung weiter unten folgen soll.

Ganglion brachiale.

Das Armganglion (Taf. XXXIII, Fig. 7, 8 *g.brach*) ist kleiner als die bis jetzt besprochenen Ganglien; beim Übergang ins Pedalganglion ist es ziemlich flach, verbreitert sich aber nach vorn zu, wo die Armnerven und der Tentakelnerv entspringen. CHÉRON nennt es deswegen auch Gänsefußganglion (ganglion en patte d'oie). Die Vorderseiten der Brachialganglien divergieren etwas nach außen, da die Armnerven den Schlundkopf zu umfassen haben. Auch die Dorsalseite dieses Ganglions ist in der Mitte durch den Ösophagus etwas eingedrückt. Die Unterseite ruht auf der starken Kopfmuskulatur, da ja der Kopfknorpel nicht weiter nach vorn reicht.



Textfig. 1.
Ganglion buccale superius v. oben.

Nach CHÉRON (S. 47) sollen die Armnerven von *Sepia* auf der Oberfläche des Brachialganglions eine Reihe von Längsstreifen bilden, die ich aber nicht nachweisen konnte.

Außer den erwähnten Armnerven (Nervus brachialis 1, 2, 3, 4) und dem Tentakelnerv (Nervus tentacularis) entspringen noch folgende Nerven aus den Brachialganglien: am oberen Rande die Nervi antorbitales superiores (*n.antorb.sup*), an deren Unterseite die Nervi antorbitales inferiores (*n.antorb.inf*) und der Nervus ophthalmicus inferior anterior (*n.ophth.inf.ant*).

Ganglion buccale superius (Ganglion supraoesophageum).

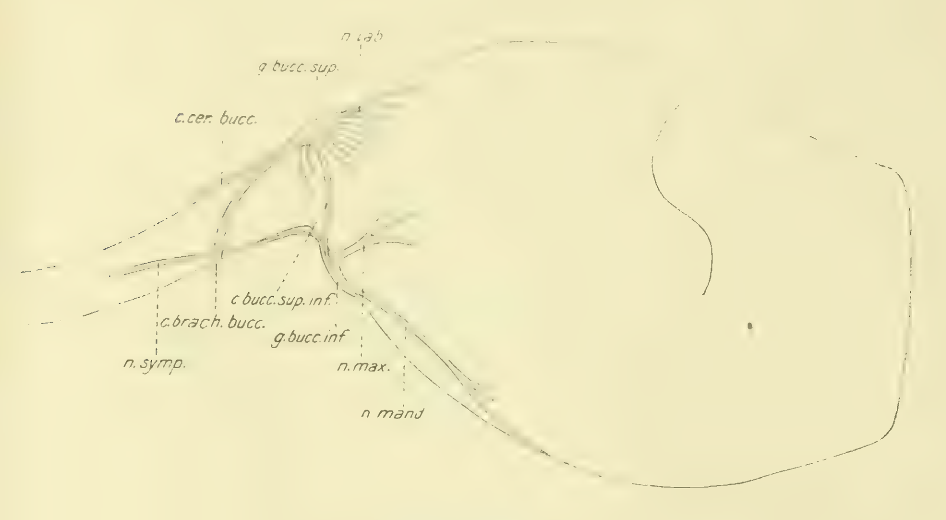
Das Oberschlundganglion (Taf. XXXIII, Fig. 7, 8, u. Taf. XXXIV, Fig. 9, Textfig. 1, 2 *g.bucc.sup*) liegt bei *Sepia* als ein kleines Ganglienknötchen vor dem Hirnganglion auf dem Ösophagus, dort wo dieser in den Schlundkopf übergeht. Es zeigt ovale Gestalt, besitzt eine

Breite von 4—5 mm und eine Länge von 3—4 mm und liegt vorn etwas höher als hinten, wie vor allem aus Textfig. 2 ersichtlich ist. Chéron nennt es Ganglion sus-pharyngien und gibt seine Gestalt als fast dreieckig an (de forme presque triangulaire); Owsjannikow und Kowalewsky wählen hierfür die Bezeichnung oberes Schlundkopfganglion, von Ihering dagegen Suprapharyngealganglion.

Vom Oberschlundganglion gehen folgende Commissurenpaare aus und zwar

Commissura cerebro-buccalis,
Commissura brachio-buccalis,
Commissura buccalis superior inferior

(siehe hierzu Fig. 7, 8, 9, Textfig. 1, 2).



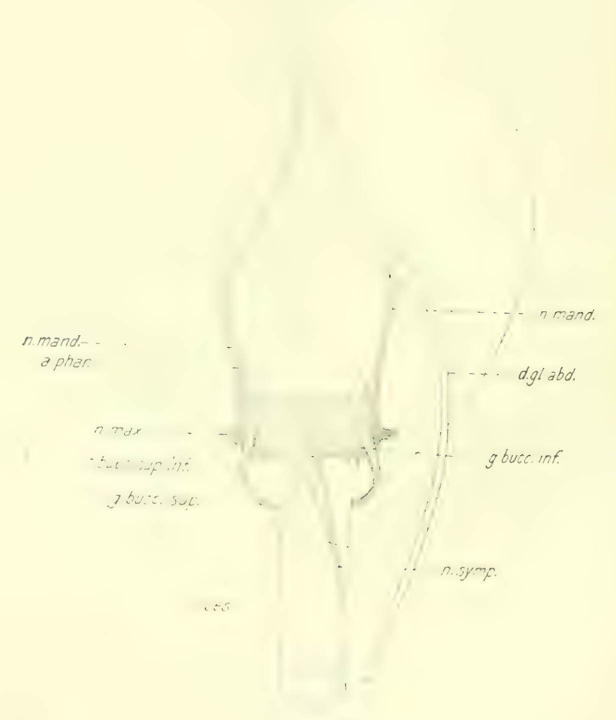
Textfig. 2.
Ober- und Unterschlundganglion von der Seite.

Weiter ist noch hervorzuheben, daß eine große Anzahl feiner Nerven im Oberschlundganglion wurzeln, die die Lippen innervieren; es sind die Nervi labiales.

Hebt man das Ganglion von seiner Unterlage ab, nachdem man vorher die austretenden Commissuren und Nerven durchtrennt hat, so gewahrt man (eventuell nach dem Aufhellen) auf der Mitte der Unterseite eine Längsfurche, die deutlich die Doppelnatur dieses Ganglions anzeigt.

Ganglion buccale inferius (Ganglion infraoesophageum).

Das Unterschlundganglion (Textfig. 2, 3 *g.bucc.inf*) ist bei *Sepia* auf der Unterseite des Schlundkopfes gelegen und zwar dort, wo der Ösophagus mit einem scharfen Knick nach hinten abwärts die Bucca verläßt. Wie in Textfig. 2 zu erkennen ist, liegt es direkt unter dem Ganglion buccale superius und ist mit diesem durch die Commissura



Textfig. 3.
Ganglion buccale inferius von unten.

buccalis superior inferior verbunden. Das Unterschlundganglion zeigt fast genau die Gestalt eines Rechtecks, dessen größerer Durchmesser senkrecht zur Symmetrieebene des Tieres steht. Das Ganglion ist flach, schmiegt sich der Bucca an und übertrifft das Oberschlundganglion wenig an Größe.

Die Hauptebenen der beiden Buccalganglien verlaufen aber keineswegs parallel, wie man oft fälschlicherweise dargestellt findet, sondern

sie stehen fast senkrecht zueinander. Es erklärt sich diese Erscheinung eben dadurch, daß der Ösophagus bei seinem Austritt aus dem Schlundkopf in einem Winkel nach unten abbiegt (Textfig. 2). Chéron hat (Fig. 17) diese Verhältnisse in der Hauptsache richtig erkannt, während die Lage der beiden Schlundganglien zueinander der Wirklichkeit nicht entspricht; denn Ober- und Unterschlundganglion liegen direkt übereinander, sind also nicht soweit entfernt, wie Chéron in seiner Figur angibt.

Von Ihering bildet in Fig. 21 das Buccalganglion (unser *g.bucc, inf*) ebenfalls zu weit nach vorn gelagert ab, während es in Wirklichkeit bei der Betrachtung des centralen Nervensystems von oben, durch das Oberschlundganglion verdeckt wird. In einer nachgelassenen Zeichnung von Jatta, die Bauer (S. 180, Fig. 12) veröffentlichte, ist die Gestalt des Ganglion infrabuccale nebst den austretenden Nerven nicht richtig angegeben. Wie wir weiter unten bei Besprechung des Ganglion gastricum sehen werden, finden sich noch mehrere Angaben in dieser Zeichnung, mit denen ich mich nicht einverstanden erklären kann.

Aus dem Unterschlundganglion treten zahlreiche Nerven aus, auf deren genaueren Verlauf ich weiter unten zurückkommen werde.

Commissuren.

Von den Commissuren, die die einzelnen ganglionären Centren des Nervensystems von *Sepia* derart miteinander verbinden, daß ein centrales Nervensystem oder Gehirn entsteht, ist zunächst zu erwähnen die

Commissura lateralis (Fig. 8 *c.lat*). Es ist das, wie schon oben erwähnt, die außerordentlich breite Commissur, die von den Seiten des Ganglion cerebrale ausgeht und auf das Visceral- und Pedalganglion jederseits ausstrahlt. Durch sie werden die über und unter dem Ösophagus gelegenen Ganglien des centralen Nervensystems zu einem geschlossenen Ring vereinigt, den die Speiseröhre durchsetzt.

Commissura cerebro-buccalis (Fig. 7, 8, 9, Textfig. 1, 2 *c.cer.bucc*). Sie entspringt am Vorderrande des Cerebralganglions und zwar in dem Lobus frontalis inferior nach der Bezeichnung von Dietl, ganz der Mittellinie genähert; sie verläuft auf dem Ösophagus von hinten nach vorn, kommt fast der Mittellinie nahe und tritt in den Hinterrand des Oberschlundganglions zugleich mit derjenigen der gegenüberliegenden Seite als ein kräftiger Nervenast ein.

In demselben Lobus frontalis inferior wurzelt eine weitere Commissur, die sich nach außen und unten wendet, den Ösophagus umgreift und in dem oberen Rand des Ganglion brachiale an der Stelle eintritt, wo dieses in das Pedalganglion übergeht. Diese Commissur bezeichnet man als Commissura cerebro-brachialis (Fig. 7, 8, 9 *c.cer.brach*).

An derselben Stelle nun, an der diese Commissur eintritt, also am oberen Rande des Ganglion brachiale, entspringt jederseits eine weitere Commissur, nämlich die Commissura brachio-buccalis (Fig. 7, 8, 9, Textfig. 1, 2 *c.brach.bucc*). Sie zieht gemeinsam mit der vorher erwähnten Commissur von unten nach oben, ja es macht manchmal bei der Präparation den Eindruck, als verliefen beide Commissuren erst eine kurze Strecke zusammen und trennten sich dann erst. Die Commissura brachio-buccalis verstreicht also zunächst an den Seiten des Ösophagus ein wenig von unten nach oben, wendet sich dann nach vorn, erreicht mehr die Dorsalseite der Speiseröhre und tritt rechts und links von den oben besprochenen C. cer. bucc. ebenfalls in den Hinterrand des Ganglion buccale superius ein (Textfig. 1, 2).

Endlich ist noch ein Commissurenpaar zu erwähnen, das die beiden Schlundganglien miteinander in Verbindung setzt. An den Außenrändern des Ganglion buccale superius (Fig. 7, 8, 9, Textfig. 1, 2) tritt jederseits ein ziemlich kräftiger Nervenast aus. Er umgreift ringförmig die schmalste Stelle des Schlundkopfes, nämlich dort, wo er in den Ösophagus übergeht und dringt auf der Ventralseite des Unterschlundganglions ein und zwar noch etwas vor den hinteren Ecken desselben. Wie vor allem aus Textfig. 3 ersichtlich ist, tritt also die Commissura buccalis superior inferior, wie CHUN diesen Verbindungsast bei *Chiroteuthis* nennt, von hinten, nicht von den Seiten ins Unterschlundganglion ein; sie strahlt auch nur zum Teil ins Ganglion aus, zum Teil verläuft sie am Außenrand unter der Nervenscheide, die das Ganglion umhüllt, nach vorn, und hilft die an den vorderen Ecken austretenden Nervi mandibulares mit bilden.

CHÉRON (S. 74) erkannte schon die wichtige Tatsache, daß diese Commissura buccalis superior inferior zum Teil in den nach vorn austretenden Nervus mandibularis übergeht, den er Buccalnerv nennt.

Peripheres Nervensystem.

Nerven des Ganglion cerebrale.

Außer den oben erwähnten Commissuren treten folgende Nervenstämme aus dem Cerebralganglion aus.

1. Nervus opticus.

Wir sahen schon oben bei Besprechung des Hirnganglions, daß sein basaler Teil wie ein mächtiger Querbalken über dem Ösophagus gelegen ist, auf dem der Lobus verticalis (cervelet Chéron) nur wie eine Calotte aufliegt. Wir erkennen diese Verhältnisse in Fig. 7. Diese Hauptmasse des Cerebralganglions setzt sich nun nach außen in einem kurzen kegelförmigen außerordentlich kräftigen Nerven fort, den Nervus opticus (tractus opticus Hensen oder pedunculus ganglii optici Stieda). Welche Stärke dieser Nervenstamm besitzt, erkennt man vor allem an dem Querschnitt in Fig. 8.

Der Dorsalseite des kurzen Sehnerven liegt ein reichlich stecknadelkopfgroßes Ganglienknötchen auf, das mit einer Art Stiel dem Pedunculus angeheftet ist. Man bezeichnet es neuerdings mit dem Namen Ganglion pedunculi (Fig. 7, 8, 9 *g.pedunc.*).

Hancock, Chéron, Owsjannikow und Kowalewsky, von Ihering und Dietl beschreiben dieses Ganglion bei den von ihnen untersuchten Cephalopoden als »Geruchsganglion« (Ganglion olfactorium), während Stieda es als Ganglion pedunculi bezeichnet. Diese Benennung ist insofern zutreffender, als Jatta (1887 a und b) nachwies, daß diese Ganglien nichts mit dem Nervus olfactorius zu tun haben; Klemensiewicz (1898) hat außerdem an *Eledone* gezeigt, daß das Ganglion pedunculi und die benachbarten Stellen der Sitz der Chromatophorentätigkeit sind. Er schreibt S. 31: »setzt man nun die Elektroden auf einen Pedunculus in der Weise auf, daß sie eine dicht unter dem Ganglion pedunculi, die andre Elektrode an einer beliebigen Stelle der oberen Fläche des Pedunculus selbst zu liegen kommt, und reizt man nun durch einen mäßig starken Induktionsstrom, so erhält man eine Verdunkelung der Haut auf der entsprechenden Körperhälfte«.

Der Nervus opticus tritt nach kurzem Verlauf von innen nach außen in das

Ganglion opticum

ein. Das Augenganglion (Taf. XXXII, Fig. 1, 2, 3, Taf. XXXIII, Fig. 7 und Taf. XXXIV, Fig. 9 *g.opt*) liegt als ein mächtiger ungefähr bohnen- oder nierenförmiger Körper rechts und links vom centralen Nervensystem und übertrifft es an Masse noch um ein Bedeutendes. Jedes Augenganglion beginnt in der Höhe des Hinterrandes des Ganglion viscerale und erstreckt sich nach vorn bis zum Vorderrande des Ganglion buccale superius. Die in dieser Richtung durch die Augenganglien gelegte Achse stellt die Längsachse dar. Sie bildet mit der Mittellinie

des Tieres ungefähr einen Winkel von 20—25 Grad, d. h. mit andern Worten, die Ganglia optica convergieren stark nach vorn und nähern sich dem Oberschlundganglion. Bei der Präparation macht es den Eindruck, als ob die vorderen Abschnitte des Ganglion cerebrale durch diese mächtigen vorn convergierenden Augenganglien zusammengedrückt würden.

Der Vergleich der Ganglia optica mit Bohnen oder menschlichen Nieren, wie ihn frühere Autoren aufstellten, kommt der Wirklichkeit noch am nächsten, denn es ist schwer, ein besseres Vergleichsobjekt für diese kompliziert gestalteten Körper zu finden. Hoffentlich gelingt es, sich mit Hilfe der beigegebenen Zeichnungen und Photographien eine Vorstellung von den Augenganglien zu machen.

Die convexe Fläche jedes der beiden Ganglien, die ungefähr einem Halbkreis entspricht, ist nach unten und ein wenig nach außen gewendet. Der Hilus, wie die früheren Autoren diese eingedrückte Stelle, analog dem Hilus der menschlichen Niere, bezeichnet haben, liegt oben und ein wenig nach innen. Die Folge davon ist, daß die dadurch bestimmte Hauptebene, die man durch das Augenganglion legen kann, nicht senkrecht zur Horizontalebene steht, sondern einen Winkel von 70—75 Grad bildet.

Stieda (1874) sagt S. 90: »jedes Ganglion liegt so, daß die Convexität lateralwärts und der Hilus medianwärts gerichtet ist«. Dies ist natürlich, wie wir oben sahen, nicht richtig.

Kopsch (1899) sagt gar auf S. 35: »die convexe Fläche liegt nach der Seite und oben, der Hilus nach unten und medianwärts gerichtet«.

Die Oberseite des Augenganglions zeigt vorn und hinten zwei große runde warzenförmige Erhebungen, während in der Mitte eine flache Furche sich quer hindurchzieht; sie bildet sozusagen die Fortsetzung des Nervus opticus, der ja von innen nach außen in das Ganglion opticum eintritt.

Die Furche wird von einer tiefen Querspalte durchsetzt, die offenbar die Grenze zwischen Sehnerv und Augenganglion bildet. Betrachtet man das Augenganglion nach Durchtrennung des Nervus opticus von innen, wie es uns Fig. 3 zeigt, so fällt dem Beobachter auf, daß sich der Nerv in eine grubenförmige Vertiefung einsenkt. Die nach außen gerichtete Seite des Ganglion opticum ist etwas concav eingedrückt, da der convexe Augenbulbus sich ja eng an das Augenganglion anschmiegt.

Die Oberfläche des Augenganglions ist von einer Schicht kräftiger bandförmiger Nervenfasern überzogen, wie es schon die früheren Autoren erkannten. Kopsch (1899) sagt treffend auf S. 35: »die Oberfläche

ist gebildet von den bündelweise angeordneten Stäbchenfasern, welche nur den Hilus freilassen«. Derselbe Verfasser unterscheidet dann noch, eine große Anzahl von Schichten, welche das Ganglion opticum zusammensetzen. Es sind das folgende Schichten von außen nach innen:

a) Stäbchenfaserschicht,
b) Rindenzone:
  1. äußere Körnerschicht,
  2. retinäre Schicht,
  3. innere Körnerschicht,
  4. Palisadenzellenschicht,
c) Markschicht.

Die außen gelegenen Stäbchenfaserbündel, die das ganze Augenganglion überziehen und die Nervi retinae bilden, sind nun vorn und hinten am Augenganglion zu mächtigen Flügel- oder hornförmigen Gebilden ausgezogen, so daß dadurch der äußere Habitus der Ganglien bedeutend verändert wird. Die Ganglien selbst reichten, wie wir oben sahen, nur vom Hinterrand der Visceralganglions bis zum Vorderrand des Oberschlundganglions, welche Stellen auch durch leichte Einbuchtungen zu erkennen sind. Dagegen erstrecken sich diese keil- oder flügelförmigen Fortsätze noch weit nach vorn und hinten außen und umfassen so den großen Augenbulbus auch an den Seiten. Wie wir weiter unten sehen werden, ist auf diese Weise eine ergiebige Innervierung der Randpartien der Retina ermöglicht. Hier an diesen mächtigen Fortsätzen fallen dem Beobachter vor allem die starken Nervenfasern auf, deren sieben bis acht die ganze Oberfläche des vorderen »Hornes« einnehmen, wie aus Fig. 1 und 7 ersichtlich ist. Dieser vordere Fortsatz ist überhaupt größer als der hintere. Außerdem sieht man, daß hier alle in dem Augenganglion wurzelnde Nervi retinae auf einer Fläche austreten, die oben und unten begrenzt wird von einem Teil eines Kreisringes, der vorn und hinten abgeschlossen wird durch die äußersten Ränder der oben erwähnten flügelförmigen Fortsätze. Die convexe Krümmung dieser Fläche liegt, wie beim Augenganglion nach unten, nur ist hier der Krümmungsradius größer als beim Augenganglion, d. h. die Convexität ist geringer. Man beachte hierzu Fig. 2. Auf dieser Fläche treten nun die Nervuli optici, wie man diese Retinanerven noch bezeichnet, aus dem Augenganglion aus und auf einer ganz entsprechend gekrümmten Fläche wieder in den Augenbulbus ein. Fig. 4 zeigt uns dieses Verhalten sehr anschaulich. Auf ihr wird zugleich der Eintritt der einzelnen Nervi retinae auf der gekrümmten Fläche und das Ausstrahlen nach den Rändern zu gut sichtbar.

Eine physiologisch recht interessante Tatsache, auf die zuerst CLARK (1867, S. 156), dann KOPSCH (1899, S. 36) hingewiesen haben, ist die Kreuzung der Retinanerven (Stäbchenfaserbündel), ehe sie ins Auge eindringen. Die von der Unterseite des Ganglion opticum herkommenden Faserbündel strahlen nämlich am oberen Rande dieses gekrümmten Mündungsfeldes des Augenbulbus und zwar in der Richtung von unten nach oben aus, während umgekehrt die von oben aus dem Ganglion opticum entspringenden Faserbündel vorwiegend die Ventralseite der Retina mit Nervensubstanz versorgen. Die Nervi retinae durchkreuzen sich also wie die Finger gefalteter Hände. Diese Durchkreuzung der Retinanerven findet aber nur am mittleren Teile des Ganglion opticum statt, nicht aber in den flügelförmigen Fortsätzen, Man sieht z. B. in Fig. 1 ganz deutlich, daß die starken Faserbündel des vorderen Hornes sofort in den Augenbulbus eintreten. Entfernt man die Schicht der Stäbchenfaserbündel, was sehr leicht gelingt, so sieht man an der Stelle, wo die Faserkreuzung stattfindet, eine Einbuchtung der darunterliegenden Schichten. Bei KOPSCH finden wir in Fig. 4, die einen Querschnitt durch Augenganglion darstellt, diese Einbuchtung unter der Stelle der Faserkreuzung.

Es läßt sich die Zahl der Nervi retinae nicht genau angeben, doch kann man sie wohl auf 200 schätzen. Dieser Reichtum von Fasern, welche in die Retina einstrahlen, in Zusammenhang mit der mächtigen Entwicklung der Opticusganglien gestattet einen Rückschluß auf die hohe Ausbildung des Sehorgans von *Sepia officinalis*.

Gute Beschreibungen der Augenganglien haben schon CLARK (1867) und KOPSCH (1899) geliefert, und es sei deshalb hier auf diese Arbeiten verwiesen.

2. Nervus postorbitalis.

Dieser Nerv (Fig. 7, 8, 9 *n.postorb.*) entspringt am hinteren äußeren Rande des Ganglion cerebrale in der Höhe des Hinterrandes des Nervus opticus. Es ist ein kräftiger Nervenstamm, der fast senkrecht nach oben steigt und den an dieser Stelle sehr dicken Kopfknorpel durchsetzt. Sofort, nachdem er den Knorpel verlassen hat, teilt er sich in eine große Anzahl von Nervenfäden, so daß er das Aussehen eines Bäumchens gewinnt. Er versorgt somit die an dieser Stelle über dem Gehirn und unter dem Nackenknorpel gelegene Muskulatur mit zahlreichen Ästen. Ich sah auch einmal, daß dieser Nerv kurz nach seinem Austritt aus dem Ganglion cerebrale einen kräftigen Seitenast abgab, der sich genau so verzweigte, wie der Hauptast.

Dieser Nerv ist in der Literatur noch nirgends für *Sepia* erwähnt; er entspricht aber vollkommen dem Nervus postorbitalis, den CHUN (1910 b, Taf. 41, Fig. 5 *n.p.orb*) bei *Chiroteuthis imperator* beschreibt. Nur liegt er bei *Sepia* weiter nach innen zu, als der gleich zu erwähnende Nervus ophthalmicus superior, während es bei *Chiroteuthis* nach oben erwähnter Figur gerade umgekehrt zu sein scheint. CHUN (1910 a) gibt außerdem bei *Spirula* an der entsprechenden Stelle wie bei *Sepia officinalis* den Ursprung des Nervus postorbitalis an.

3. Nervi ophthalmici superiores.

Mit diesem Namen bezeichnen wir mehrere Nerven (Taf. XXXIII, Fig. 7, 8 u. Taf. XXXIV, Fig. 9 *n.ophth.sup*), die am hinteren äußeren Rande des Ganglion cerebrale, nur wenig nach außen vom Nervus postorbitalis als ziemlich kräftige Stämme wurzeln. Und zwar unterscheiden wir leicht zwei vollkommen getrennt entspringende Nerven.

a) Nervus ophthalmicus superior anterior.

Dieser dorsoventral abgeflachte Nerv gabelt sich bald nach seinem Austritt aus dem Cerebralganglion in zwei Äste, die zwischen sich die Arteria ophthalmica einschließen. Wie wir aus Fig. 7 und 8 erkennen können, läuft dieser Nerv zunächst ein wenig von innen nach außen am Hinterrand des Nervus opticus, steigt dann unter dem Augenknorpel ziemlich steil nach der Dorsalseite empor und geht dann nach außen sich wendend über den »weißen Körper« und das Augenganglion hinweg. Die beiden Äste des Nervus ophthalmicus superior anterior teilen sich dann in mehrere Äste, von denen einige den Augenknorpel nach oben durchsetzen und die darüber befindliche Haut innervieren. Andre gehen mehr nach außen und versorgen dort die Haut, die den Augenbulbus bedeckt, mit Nervenfasern, während schließlich einige Verzweigungen sich bis in die Nähe der Iris verfolgen lassen.

Dieser Nerv versorgt also hauptsächlich die Haut, die dorsal dem Auge aufliegt, mit Nervenfäden. Sein Verbreitungsgebiet und seine Funktion wird sich leicht durch physiologische Versuche feststellen lassen.

b) Nervus ophthalmicus superior posterior.

Dieser Nerv (Fig. 7, 8, 9 *n.ophth.sup.post*) entspringt dicht hinter dem eben besprochenen ebenfalls aus dem Ganglion cerebrale. Er ist gleichfalls dorsoventral abgeflacht und steigt nach oben und außen aber mehr nach hinten und verläuft ungefähr am Hinterrande des

Ganglion opticum entlang, wie in Fig. 7 und 9 zu erkennen ist. Auch er gabelt sich; der Hinterast verläuft nach außen fast immer am Hinterrande des Ganglion opticum und des Augenbulbus entlang als feines Fäserchen bis in die Nähe der Iris. Der andere Ast erstreckt sich mehr nach vorn und außen.

Von diesen beiden oberen Augennerven kennt Chéron einen bei *Sepia*; er nennt ihn S. 59 »nerf ophtalmique supérieur« und zeichnet ihn auch in Fig. 49 unter Nr. 9 richtig ein. Die Ursprungsstelle rechnet er aber schon zur Unterschlundmasse. Chéron hebt sogar hervor, daß kein Ganglion in seinem Verlaufe vorkomme, wie er es bei *Eledone* gefunden habe. Fernerhin beschreibt Chun (1910 b, S. 269) bei *Chiroteuthis imperator* einen Nervus ophthalmicus superior (Taf. 41, Fig. 5 *n.ophth. sup.*), der dieselbe Ursprungsstelle und dasselbe Verbreitungsgebiet besitzt, wie die beiden oben geschilderten Nervi ophthalmici superiores von *Sepia*; er innerviert dort ebenfalls die Dorsalfläche des Augenbulbus.

4. Nervus olfactorius.

Der Geruchsnerv (Fig. 8, 9 *n.olf*) entspringt am hinteren unteren Rande des Nervus opticus, soweit sich überhaupt makroskopisch die Austrittsstelle dieses Nerven feststellen läßt, da er hier im Knorpel und Bindegewebe verläuft, und die Präparation recht schwierig ist. Es ist noch immer nicht völlig aufgeklärt, ob der Nervus olfactorius in dem Ganglion pedunculi wurzelt oder nicht, Jatta (1887 b) geht in einer kleinen Abhandlung »la vera origine del nervo olfattivo nei Cefalopodi« näher auf diese Streitfrage ein. Er findet auf Schnitten in Gegensatz zu den älteren Autoren, die den Nervus olfactorius im »Ganglion olfactorium« entspringen lassen, daß die Fasern, die den Geruchsnerv zusammensetzen, in dem Ganglion frontale superius nach Dietls Nomenklatur, also im Cerebralganglion wurzeln. Nach Watkinson (1908) sollen Opticus- und Olfactoriusfasern im oberen und im unteren Teil des Schlundringes ihren Ursprung nehmen, während Zernoff (1869) den Geruchsnerv aus dem mittleren unteren Schlundganglion (unserm Pedalganglion) vor- und seitwärts von dem Ausgangspunkt der vorderen Trichternerven und gleich unterhalb des Opticusstranges austreten läßt. Erst durch genaue Verfolgung des Faserverlaufs des Nervus olfactorius auf Schnitten durch das centrale Nervensystem von *Sepia* wird es möglich sein, die Ursprungsstelle unzweideutig festzulegen.

Wie also oben erwähnt, tritt der Geruchsnerv, soweit man es beim

Präparieren erkennen kann, am hinteren unteren Rande des Nervus opticus aus. Er durchdringt sofort den Augenknorpel und verläuft an der Innenfläche der Orbita, und zwar ist er an diese mit einer durchsichtigen feinen Membran befestigt. Der Olfactorius verstreicht zunächst von oben nach unten, wie aus Fig. 8 ersichtlich ist, dann in einem Bogen nach außen und hinten bis zu der Stelle, wo der Augenknorpel in eine muskulöse Membran übergeht, durchsetzt diese hintere Orbitalwand und verläuft noch eine kurze Strecke im durchscheinenden Unterhautbindegewebe bis zum »Geruchsorgan«, in dem er sich reich verzweigt. Fig. 9 zeigt uns den letzten Teil des Nervus olfactorius. Entfernt man Augenbulbus und Augenganglion, so ist es leicht, diesen in der Orbita verlaufenden feinen Nerven zu verfolgen.

Chéron zeichnet in seiner Fig. 15, die das Gehirn von oben darstellt, auch den Geruchsnerv unter Nr. 6 mit ein, den er aus dem Ganglion olfactorium austreten läßt; das ist aber falsch, da bei dieser Lage der größte Teil des Nervus olfactorius durch das Ganglion opticum verdeckt wird. Außerdem fehlt in Fig. 49, die das Gehirn von der Seite darstellt, der Geruchsnerv vollkommen.

Bei Zernoff (1869) finden wir dagegen eine ganz gute Darstellung vom Verlauf des Nervus olfactorius, die mit meinen Beobachtungen vollkommen übereinstimmt. Vor allem gibt uns auch seine Fig. 1, Taf. 1, die das Gehirn, Augenganglion usw. von der Ventralseite zeigt, ein klares Bild vom Olfactorius. Außerdem ist diese Zeichnung aber noch aus dem Grunde interessant, weil sie uns die Faserkreuzung der aus dem mittleren Teile des Ganglion opticum austretenden Nerven deutlich zeigt, während diejenigen der flügelförmigen Fortsätze vorn und hinten, ohne sich zu durchkreuzen, ins Auge eintreten.

Watkinson (1908) gibt in ihren »Untersuchungen über die Geruchsorgane der Cephalopoden« auf S. 27 zwei Zeichnungen vom Gehirn von *Sepia officinalis* mit dem Nervus olfactorius. Nach Fig. 23 *B* kann man sich ungefähr noch vorstellen, wie der Verlauf des Nervus olfactorius sein mag, wenn auch die Lage des Geruchsorgans zu weit nach außen angegeben ist. Dagegen ist Fig. 23 *A* so ungenau, daß die Darstellung geradezu einen Rückschritt gegen die älteren Figuren von Chéron und Pelseneer (1888) bedeutet.

Bei *Chiroteuthis imperator* entspringt nach Chun (1910 b, S. 269) der Olfactorius ebenfalls am ventralen Hinterrand des Opticus direkt bei seinem Übergang in das Ganglion opticum. Chun schreibt: »Der Nerv läßt eine leichte Anschwellung erkennen, die als Ganglion olfactorium zu deuten ist.« Eine solche ganglionäre Anschwellung am Ur-

sprung des Nervus olfactorius, die natürlich nicht mit dem Ganglion pedunculi zu verwechseln ist, konnte ich bei *Sepia* nicht nachweisen.

Schließlich sei noch erwähnt, daß nach CHUN (1910 a, S. 167, Fig. 1 *n.olf*) auch bei *Spirula* der Nervus olfactorius aus dem Hinterrande des Opticus entspringt.

Nerven des Ganglion viscerale.

5. Nervus visceralis.

Die Eingeweidenerven (Taf. XXXIII, Fig. 7, 8 und Taf. XXXIV, Fig. 9 *n.visc*), für die man auch die Bezeichnung Nervi vagi vorgeschlagen hat, entspringen als zwei kräftige, zunächst etwas dorsoventral abgeplattete Nervenstämme am hinteren unteren Rande des Ganglion viscerale, das ja nach ihnen den Namen führt, und zwar sind sie bei ihrem Austritt ganz der Mittellinie genähert, so daß nur wenig Zwischenraum zwischen ihnen vorhanden ist.

Bei *Ommatostrephes todarus* und *Chiroteuthis imperator* tritt nach HANCOCK bzw. CHUN der Nervus visceralis als unpaarer Nervenstamm aus dem Visceralganglion aus, der sich erst später gabelt.

Bei *Sepia* verlaufen die Eingeweidenerven, dem hinteren Rande des statischen Knorpels angeheftet, zunächst ein wenig nach unten; die Folge davon ist, daß also die Visceralnerven kurz nach ihrem Austritt einen kleinen Knick machen, wie dies in Fig. 8 zur Darstellung gebracht ist. Dann verlassen sie den statischen Knorpel und steigen schräg abwärts nach der Ventralseite. Während sie bei ihrem Austritt dorsoventral abgeflacht waren, erscheinen sie später seitlich zusammengedrückt, indem sie gleichzeitig sich nähern und vollkommen aneinander legen; denn sie dringen nun durch die beiden Leberlappen hindurch, wobei sie möglichst wenig Platz einnehmen dürfen. Vor allem zeigt uns dies Verhalten Fig. 9. So aneinandergelegt durchsetzen sie die Leberlappen und gelangen an die »muskulöse Leberkapsel«, wie man die fleischige Membran nennt, die die Leberlappen umhüllt. BROCK (1880) nennt diesen ventralen Teil der Leberkapsel Diaphragma musculare (Taf. 11, Fig. 3 *D.m*). Kurz vorher entfernen sich aber die beiden Eingeweidenerven wieder etwas voneinander und runden sich ab. Dann erst durchsetzen sie durch zwei Foramina den sogenannten Diaphragmaknorpel, der an dieser Stelle der muskulösen Leberkapsel eingelagert ist. Ich verweise hier auf die gute Darstellung dieser Verhältnisse bei BROCK.

Die Visceralnerven erreichen nach Durchtritt dieses Diaphragmaknorpels die Seitenwände der Vena cava, die ja von vorn nach hinten

verlaufend, der muskulösen Leberkapsel aufliegt. Kurz vorher aber, noch ehe die Visceralnerven diese Foramina durchsetzt haben, gibt jeder von ihnen zwei bis drei ziemlich kräftige Seitenäste ab, die ebenfalls durch diese Öffnungen im Diaphragmaknorpel mit hindurchgehen, sich sofort nach vorn und hinten an den Wandungen der Hohlvene verzweigen und auch Äste in die benachbarten Membranen abgeben. Ich bezeichne diese Seitenäste der Visceralnerven, die, soweit mir bekannt ist, bis jetzt noch von keinem Autor gesehen worden sind, als Nervi venae cavae posteriores oder hintere Nerven der Vena cava (Fig. 9 *n.ven.cav.post*), da sie den hinteren Abschnitt dieses Blutgefäßes innervieren. Kurz nachdem die Visceralnerven die Seiten der Vena cava erreicht haben, gibt jeder von ihnen nach außen einen kräftigen Nervenstamm ab, der ganz nahe am Hinterrand der dorsalen Trichterwand nach außen und ein wenig nach hinten verläuft, begleitet von einem Seitenast der Vena cava. Dieser Nerv erreicht den Musculus depressor infundibuli an der Stelle, wo dieser in den Hinterrand der dorsalen Trichterwand ausstrahlt, und gibt hier einen Ast an die Trichtermuskulatur ab. Der Hauptnerv geht etwas weiter nach außen, biegt nach hinten um und innerviert, nachdem er sich mehrmals verzweigt hat, die tieferen Partien des Musculus depressor infundibuli. Da demnach dieser Seitenast jedes Visceralnerven den Trichterdepressor mit Nervenfäden versorgt, mag er als Nervus depressoris infundibuli (Fig. 9 *n.depr.infd*) bezeichnet werden.

Chéron sind diese Äste sehr wohl bekannt. Er beschreibt sie richtig auf S. 53 und zeichnet sie auch in Fig. 16, 12 ein, wenn sie auch in Wirklichkeit mehr nach außen und nicht so weit nach hinten sich erstrecken.

Von Ihering bildet auf Taf. 5, Fig. 21 an der Stelle, wo dieser Nervus depressoris infundibuli aus dem Visceralnerven austritt, eine ganglionäre Anschwellung ab. Ich vermochte eine solche bei *Sepia* nicht nachzuweisen.

In einer nachgelassenen Zeichnung von Jatta, die wir bei Bauer (1909, S. 176, Fig. 11) finden, ist dieser Nebenast des Visceralis ebenfalls eingezeichnet.

Jeder Hauptast der beiden Eingeweidenerven läuft an den Außenseiten der Vena cava weiter nach hinten und zwar unter einer Membran, die die Hohlvene an das Diaphragma musculare anheftet. Er gibt nun nach kurzem Verlauf, und zwar noch vor der Afteröffnung, einen recht kräftigen Ast ab, der nach innen zieht. Wir bezeichnen diesen Ast des Visceralnerven, der, wie wir gleich sehen werden, hauptsächlich der

Innervierung des Tintenbeutels dient, als Nervus atramenti (Fig. 9 *n.atr*), eine Bezeichnung, die Chun (1910 b) für den entsprechenden Nerven bei *Chiroteuthis imperator* eingeführt hat (Taf. 41, Fig. 1 *n.atr*).

Nach ganz kurzem Verlauf in der muskulösen Membran, die den Enddarm und Tintenbeutel an die Leberkapsel anheftet, spaltet sich jeder dieser Tintenbeutelnerven: ein Ast geht mehr nach innen (Fig. 9 *r.int*) und gelangt so zwischen Hohlvene und Enddarm gerade an die Stelle, wo der Tintenbeutel kurz vor dem After in den Enddarm mündet. Dort fasert sich der innere Ast des Tintenbeutelnerven jederseits sehr reich auf; ein stärkerer Faden davon vereinigt sich mit einem entsprechenden der gegenüberliegenden Seite und diese Vereinigung bildet eine Art Commissur, von der dann wieder zahlreiche Äste ausgehen. Wir erhalten so ein reiches Netzwerk von Nervenfäden, die vor allem den Ausführgang des Tintenbeutels an der Stelle innervieren, wo er in dem Enddarm mündet, während wieder andre Zweige sich am Enddarm gabeln. Die eben beschriebene Commissur zwischen den beiden Tintenbeutelnerven, also in letzter Linie zwischen den Visceralnerven, bezeichnen wir, wie dies Chun (1910 b) bei *Chiroteuthis* vorschlägt, als vordere Visceraliscommissur (Fig. 9 *c.visc.ant*). Ich zeichnete diese Nerven in Fig. 9 schwach ein, da sie ja nach der Ventralseite zu verlaufen, vom Beschauer sich also abwenden. Ich möchte aber zugleich hervorheben, daß diese Commissura visceralis anterior bei *Sepia* durchaus nicht einen massiven Eindruck macht, sondern eher, wenn man so sagen darf, einer zufälligen Vereinigung mehrerer Nervenfäden gleicht. Von den vielen Zweigen, in die sich diese inneren Äste des Tintenbeutelnerven (*r.int*) verzweigen, sind nur einige in Fig. 9 eingezeichnet.

Die äußeren Äste der Tintenbeutelnerven (*r.ext*) ziehen zwischen den Hauptästen der Visceralnerven nach hinten und zwar zunächst zwischen Vena cava und Tintenbeutel. Dann dringen sie in die dorsale Wandung des letzteren ein und verlaufen hier parallel nebeneinander, und zwar von vorn nach hinten, bis zu der Stelle ungefähr, wo beim Weibchen Nidamentaldrüse und accessorische Nidamentaldrüse aneinanderstoßen. Dann erst erfolgt eine Gabelung jedes dieser äußeren Äste, die nun schon sehr dünn geworden sind. Der äußere Zweig verliert sich in den Wandungen des Tintenbeutels, während die inneren Zweige weiter nach hinten verlaufen und sich der Mittellinie allmählich nähern; erst kurz vor der, ziemlich am Ende des Tintenbeutels dorsal gelegenen Tintendrüse vereinigen sich die einzelnen außerordentlich dünnen Fäden mehr oder weniger innig zu einem Ast und dringen am

Vorderrande in die Tintendrüse ein. Der äußere Ast des Tintenbeutelnerven (*r.ext*) sorgt also hauptsächlich für die Innervierung der Tintendrüse.

Chéron (S. 53) kennt schon die Zweiteilung der von mir als Tintenbeutelnerven bezeichneten Äste des Visceralis, dessen Verlauf er wie folgt beschreibt: »Les résultats de cette bifurcation se portent en bas et en arrière, et sont destinés l'un au rectum, l'autre à la poche du noir; sur lesquels ils s'étalent en un véritable pinceau de filaments nerveux.« Diese scharfe Trennung in einen Ast, welcher die Innervierung des Enddarmes, und in einen andern, welcher die des Tintenbeutels übernimmt, kann ich nicht bestätigen.

Girod (1882) schildert in seiner trefflichen Arbeit »Recherches sur la Poche du Noir des Céphalopodes des côtes de France« auch S. 35 und 36 die Innervierung des Tintenbeutels von *Sepia officinalis*. Außerdem finden wir dort in Fig. 6 eine bildliche Darstellung dieser Verhältnisse. Ich kann fast ausnahmslos diese gewissenhaften Angaben Girods bestätigen. Eine Commissur der inneren Äste beschreibt er allerdings nicht, wohl aber die Gabelung der äußeren Äste; nur vereinigen sich bei ihm deren innere Zweige (branches anastomotiques) zu einem langen »nerf de la glande«. In meinem Präparat geschah dies erst kurz vor der Tintendrüse.

Girod, der an injiciertem Material präpariert hat, beschreibt dann einen weiteren Nerven des Tintenbeutels. Es handelt sich um ein sehr feines Ästchen des Nerven des Enddarmes, der aus dem Ganglion gastricum (Magenganglion) entspringt. Es sei hier diese Stelle (S. 36) angeführt. »Le ganglion (stomacal) a une forme allongée, il présente en haut une pointe effilée; c'est de cette pointe que part une branche, qui gagne immédiatement le rectum et accompagne ce dernier. C'est de cette branche rectale que se détache un filet des plus ténus (!) qui descend sur la face postérieure de la vésicule du noir et vient se joindre au faisceau formé par l'artère, la veine et le nerf de la glande.«

Leider war es mir trotz aller Mühe nicht vergönnt, obige Angaben Girods bestätigen zu können. Doch will ich die Möglichkeit, daß ein ganz feines Ästchen des Rectalnerven an den Tintenbeutel gehen könnte, durchaus nicht in Abrede stellen.

Bei Jatta (Bauer, Fig. 11) finden wir die beiden Äste des Tintenbeutelnerven ziemlich richtig gezeichnet.

Bei *Loligo* gabeln sich nach Chéron S. 71 die Tintenbeutelnerven in zwei Äste, von denen es dann weiter heißt: »La branche externe

de la bifurcation s'unit à celle du côté opposé et se porte au rectum en croisant la branche interne. La branche interne, qui devient externe, se porte, celle de droite à gauche, celle de gauche à droite, sur les côtés du rectum et se perd dans les parois de la poche du noir.«

Die beiden Hauptäste der Eingeweidenerven von *Sepia* verlaufen, nachdem sie die Äste an den Tintenbeutel abgegeben haben, weiter von vorn nach hinten immer an den Außenseiten der Vena cava entlang und zwar bis zu jener Stelle, wo sich diese hinter den Harnsackpapillen in die beiden Nierenvenen gabelt. Von den beiden Ästen verläuft der äußere nach außen und hinten in den Wandungen des Nierensackes bis zur Kiemenbasis, bildet das Kiemenganglion und dringt schließlich in die Kieme selbst ein. Man bezeichnet diesen äußeren Ast des Visceralnerven als Kiemennerv = Nervus branchialis (Fig. 9 *n.branch*). Der innere Ast dagegen vereinigt sich mit seinem »Gegenüber« und bildet so die bekannte Visceraliscommissur, die wir im Gegensatz zu der oben beim Tintenbeutelnerven schon besprochenen vorderen als hintere Visceraliscommissur (Fig. 9 *c.visc.post.*) bezeichnen wollen. Sie liegt also auf der Ventralseite der Vena cava und bildet einen nach hinten convexen Bogen, von dem eine große Anzahl von Nervenfäden abgehen. Es fällt bei der Präparation dieser Commissur vor allem auf, daß sie ebenso wie die vordere Visceraliscommissur nur aus wenigen Nervenfäden zusammengesetzt erscheint, die jedoch kein festes Ganzes bilden (Fig. 9).

Aus der hinteren Visceraliscommissur entspringen zunächst zwei Nervenpaare, die nach vorn und außen gehen; sie sorgen für die Innervierung der Harnsackmündungen an denen sie sich reichlich verzweigen. An derselben Stelle der Commissur haben zwei weitere Nerven ihren Ursprung; sie gehen nach hinten und etwas nach außen und verlaufen in der dorsalen Wandung der accessorischen Nidamentaldrüse. Feine Nebenästchen sorgen für ihre Innervierung. Man beobachtet nun, daß diese Nerven entweder bald nach ihrem Austritt sich in zwei zunächst parallel verlaufende Äste gabeln, oder daß diese Teilung erst an der Grenze zwischen accessorischer Nidamentaldrüse und den eigentlichen Nidamentaldrüsen erfolgt. Auf jeden Fall beginnen diese Nerven an der Grenze zwischen den beiden Drüsen sich nach hinten zu zu verzweigen und Anastomosen zu bilden, so daß man ein richtiges Netzwerk von Nervenfasern vor sich hat. Von diesen geht wieder eine große Anzahl feinster Fädchen aus, so daß die ganze Membran, die die Nidamentaldrüsen umhüllt, reich innerviert wird. Wir wollen diesem Nerven des gesamten accessorischen Drüsenapparates die Bezeichnung Nervus

glandis nidamentalis (Fig. 9 *n.gl.nid.*) geben, die DÖRING allerdings nur für die Nerven der eigentlichen Nidamentaldrüsen vorgeschlagen hat.

Nach CHÉRON (S. 55) sollen acht Nerven, vier auf jeder Seite, aus dieser Visceraliscommissur austreten. Der innerste davon gehe ans Aortenherz und an den Kiemenherzkanal; von den nächsten nach außen folgenden sagt er etwas sehr summarisch: »Les deux rameaux, qui sont en dehors de celui-ci se portent en se divisant à la face inférieure des organs urinaires, à la glande ovarienne et aux oviductes ou au pénis, voir même aux glandes nidamentaires.« Der vierte endlich soll an die Nieren und ans Ovarium gehen. Man kann nach diesen kurzen Worten CHÉRONS nicht sagen, ob er die Verhältnisse richtig erkannt hat, zumal auch aus seiner Fig. 16 nichts genaueres zu entnehmen ist. Auf jeden Fall erfolgt die Innervierung der Eileiterdrüse und der NEEDHAMschen Tasche, die er als Penis bezeichnet, von einer ganz andern Stelle aus, wie sich weiter unten zeigen wird.

Dagegen beschreibt DÖRING (1908) bei der Besprechung des accessorischen Drüsenapparates von *Sepia officinalis* die Innervierung dieser Drüsen. Wir lesen auf S. 36 seiner Arbeit: »Die beiden Nerven, welche die Drüsen versorgen, sind die medialen Äste der Visceralnerven. Sie wenden sich zunächst medianwärts, treten durch Commissuren miteinander in Verbindung und ziehen dann schräg über die Dorsalseite der accessorischen Nidamentaldrüse nach hinten. Am Hinterrande dieser Drüse teilen sie sich in zwei Äste. Der eine tritt direkt in die accessorische Nidamentaldrüse ein, der andre verläuft in der Dorsalfurche der Nidamentaldrüse nach hinten und innerviert diese Drüse.«

Meine Befunde decken sich also in der Hauptsache mit seinen Angaben. Ich fand aber die Nerven für accessorische und eigentliche Nidamentaldrüsen nicht so scharf gesondert, wie er. Es müßte ja dann auch sein N. gl. nid. acc. (Fig. 6), der an der Grenze zwischen den beiden Nidamentaldrüsen sich erst abtrennen soll, nach rückwärts umbiegen, um die nach vorn gelegene accessorische Nidamentaldrüse zu innervieren.

Auf jeden Fall übernehmen zwei kräftige Nerven, die von der hinteren Visceraliscommissur kommen, die Innervierung des gesamten accessorischen Drüsenapparates.

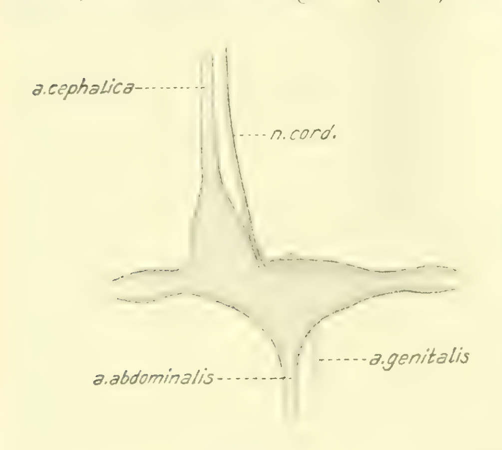
In JATTAS nachgelassener schon mehrfach erwähnter Zeichnung sind diese Nerven ebenfalls richtig eingezeichnet.

Etwas mehr nach innen von diesem Nervus glandis nidamentalis entspringen, der Mittellinie stark genähert, zwei weitere Nerven aus der hinteren Visceraliscommissur, von denen der rechte durch seine

Stärke auffällt. Er geht unverzweigt von vorn nach hinten, verläuft dann entlang dem Anfangsteil des Enddarmes, der sich ja von hinten nach vorn erstreckt, macht dann einen Knick nach der Dorsalseite zu und dringt in die Mitte des Vorderrandes des Herzens ein, und zwar etwas mehr nach der Ventralseite zu. Wir bezeichnen diesen Nerven als Herznerven = Nervus cordis (Fig. 9, Textfig. 4 *n.cord*).

Der entsprechende Nerv der andern Seite ist etwas dünner und war nur bis in das den Enddarm umhüllende Gewebe zu verfolgen.

Chéron scheint diese Verhältnisse ungefähr richtig erkannt zu haben, wie aus seinen Angaben (S. 55) zu ersehen ist: »Les plus internes de ces rameaux se portent d'avant en arrière au dessus du rectum au dessous des organs urinaires et conturnant leur face postérieure, donnent un filet nerveux au cœur aortique et l'autre au canal branchio-cardiace.«



Textfig. 4.
Herz von *Sepia officinalis* von der Ventralseite mit Herznerv (schematisiert).

Bei Bauer (S. 249) finden wir ein kurzes Referat über eine Arbeit von Carlson, der die Herzinnervierung bei *Loligo Pealii* beschreibt. Da es mir trotz aller Bemühungen nicht gelang, dieses Werk zu erhalten, muß ich mich auf diese kurzen Angaben Bauers beschränken. Nach Carlson soll bei *Loligo Pealii* ein feiner Nerv vom ersten Herzganglion (unsrer Visceraliscommissur entsprechend) zum Vorhof ziehen und da, wo er diesen erreicht, eine kleine Anschwellung bilden.

Außer den bisher erwähnten Nervenästen treten zahlreiche feine Fäden aus der hinteren Visceraliscommissur aus, die sich über die Wandung der Nierensäcke ausbreiten. Dazu gesellen sich noch einige feine Ästchen, die vor der Commissur die Visceralnerven verlassen.

Chéron (S. 54) betrachtet die etwas abgeflachte Stelle, wo der Visceralis sich in den Kiemennerven und die hintere Visceraliscommissur gabelt, als Ganglion, da einige Ganglienzellen dort zu finden seien, und hält es für das Analogon des Ganglion fusiforme der Octopoden.

Ebenso betrachtet Jatta (Bauer, Fig. 11) diese Stelle als ein Ganglion und nennt es »erstes Herzganglion«.

Ich habe nie eine deutliche Anschwellung dieser Nerven gefunden, die man als Ganglion auffassen könnte.

Alle Nerven, die von der hinteren Visceraliscommissur abgehen, sind oft recht schwer zu verfolgen; vielleicht liegen diese Verhältnisse bei andern Decapoden günstiger. Beim Männchen, wo wir ja keine Nerven für die Nidamentaldrüsen haben, finden wir außer dem Herznerven, der ungefähr in der Mitte nach hinten zieht, eine große Anzahl feinster Nervenfäden, die auf der Ventralseite des Nierensackes sich nach hinten ausbreiten. Es ist schwer zu sagen, ob diese Nerven durchweg für den Nierensack bestimmt sind oder ob sie bis zum Hoden reichen. Ich halte das letztere für sehr wahrscheinlich, leider konnte ich es nicht unzweideutig nachweisen.

Jattas oft erwähnte Zeichnung gibt uns einen ganz guten Überblick über die Nerven der Visceraliscommissur, während von Iherings Angaben völlig unzureichend sind.

Hancock beschreibt (S. 10) bei *Ommatostrephes* an der Stelle, wo unsre hintere Visceraliscommissur liegt, ein viereckiges Ganglion (pl. 2, fig. 1 *u.*), von dem aus unter anderm eine Commissur (*y*) zum Ganglion gastricum zieht.

Wie wir oben gesehen haben, verläuft der äußere Hauptast des Visceralis als Kiemennerv (Fig. 9 *n.branch.*) in den Wandungen des Nierensackes schräg nach außen und hinten bis zur Kiemenbasis. Dabei gibt nun der linke Nervus branchialis kurz hinter der Commissura visceralis posterior einen ziemlich kräftigen Ast ab, der sich ein wenig nach der Dorsalseite wendet. Er geht, wie das schon Döring (S. 15 und 16) fürs Weibchen von *Sepia* nachgewiesen hat, an den Leitungsapparat der Geschlechtsorgane. Döring nennt diesen Nerven, der beim Weibchen zur Eileiterdrüse führt, Nervus glandis oviducti, eine Bezeichnung, die ich nicht beibehalten kann, da er nicht nur die Eileiterdrüse, sondern den gesamten Oviduct innerviert. Ich nenne ihn Nervus oviducti (Fig. 9 *n.ovid.*).

Der an den männlichen Leitungsweg herantretende Nerv entspringt an derselben Stelle aus dem Kiemennerven. Er gibt zunächst einige sehr feine Ästchen an die vordere Wandung des Nierensackes ab, ferner einige kräftigere Nerven an die Blutgefäße des männlichen Leitungsapparates, während der Hauptast etwas nach hinten umbiegt und auf der Ventralseite der Needhamschen Tasche nach hinten bis zur Spermatophorendrüse verläuft, wobei er aber schnell an Stärke abnimmt. Ich bezeichne den Nerven, der also an den Ausführgang des männlichen Geschlechtsapparates tritt, als Nervus vasis deferentis

(Fig. 9 *n.vas.def.*). Ich fand sonst nirgends in der Literatur Angaben über die Innervierung des männlichen Leitungsapparates von *Sepia*. CHUN berichtet von *Chiroteuthis imperator* (S. 271), daß der Kiemennerv zwei Äste abgibt, einen zum Eileiter (Taf. 41, Fig. 7) einen zweiten zur Eileiterdrüse (Fig. 8).

Außerdem sind noch folgende recht eigenartige Verhältnisse bei *Chiroteuthis* hervorzuheben. Nach CHUN (S. 271) geben die Nervi branchiales kurz nach der Commissura visceralis posterior zwei Äste ab. Von diesen heißt es dann weiter: »Die beiden tieferen Äste senken sich zwischen den Venenanhängen ein und bilden in der Nähe des Anfangsteiles des Mitteldarmes und des Pancreas durch Zusammenfluß ein langgezogenes Ganglion, welches ich als Ganglion splanchnicum bezeichnen will (Taf. 41, Fig. 1 *d.spl.*).«

Dieses eigenartige Ganglion splanchnicum, das natürlich nicht mit dem Magenganglion (Ganglion gastricum) zu verwechseln ist, ist außer bei *Chiroteuthis* noch bei keinem Decapoden gefunden worden.

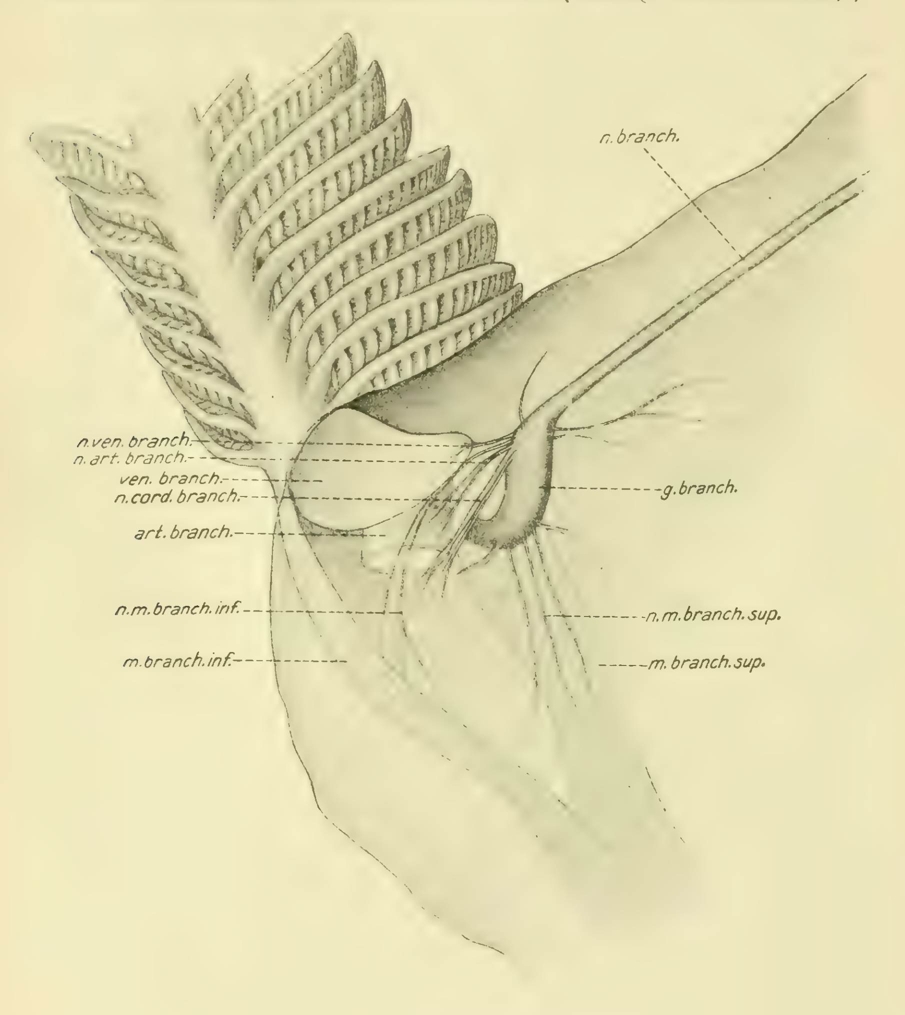
In der Ecke zwischen Kieme und Nierensack, und zwar mehr nach der Dorsalseite zu, schwillt jeder Kiemennerv zu dem bekannten Kiemenganglion = Ganglion branchiale (Fig. 9, und Textfig. 5 *g.branch.*) an. Um es deutlich zur Anschauung zu bringen, wurde in Textfig. 5, die die Eingeweide umhüllende Membran nach außen zurückgeschlagen dargestellt, wodurch der Anfangsteil des Kiemenganglions auch etwas nach außen verschoben ist. Ferner sind die Nierenvenen und das Kiemenherz entfernt; letzteres an der Stelle, wo es in die Kiemenarterie übergeht. Endlich ist auch die Kiemenvene nach ihrem Austritt aus der Kieme schräg abgeschnitten.

Was nun das Ganglion branchiale anlangt, so ist es, wie Textfig. 5 zeigt, langgestreckt und walzenförmig gestaltet. Bald nach dem Eintritt des Kiemennerven ins Ganglion entsendet es eine große Anzahl stärkerer oder schwächerer Nerven. Sie behalten ungefähr die Streichungsrichtung des Kiemennerven bei, während das Ganglion selbst leicht gebogen ist.

Zunächst gehen, wie Textfig. 5 zeigt, drei feine Nervenfädchen in die umhüllende Membran. Dann tritt ein etwas stärkerer Nerv aus dem Kiemenganglion aus und begibt sich an die Dorsalseite der Kiemenvene, in deren Wandungen er sich in eine Anzahl feiner Fäden zerlegt. Ich nenne diesen Nerven der Kiemenvene Nervus venae branchialis, (Textfig. 5 *n.ven.branch.*).

Ein weiterer Nerv, der sich jedoch bald gabelt, hat seinen Ursprung im Kiemenganglion. Seine Zweige ziehen auf der Dorsalseite der Kiemen-

vene (also in unsrer Textfig. 5 unter ihr) nach dem Muskel der Kieme, der einerseits an der Kiemenvene inseriert, anderseits mit einem mehr dorsalwärts gelegenen Muskel sich vereinigt. Ich bezeichne den erwähnten Nerv als Nervus musculi branchialis inferioris (Textfig. 5 *n.m.branch.inf.*).



Textfig. 5.

Rechtes Kiemenganglion von der Ventralseite.

Dicht neben ihm treten zwei feine Nerven aus dem Kiemenganglion aus; sie ziehen mehr dorsalwärts und verzweigen sich in den Wandungen der Kiemenarterie, kurz nachdem letztere das Kiemenherz verlassen hat. Ich nenne diese Nerven Nervi arteriae branchialis (Textfig. 5

n.art.branch.). An derselben Stelle verlassen ein kräftigerer und ein dünnerer Nerv das Ganglion und treten an das Kiemenherz an der Stelle heran, wo die Kiemenarterie abgeht, und verzweigen sich dann reich in diesem Organ. Wir bezeichnen diese Nerven des Kiemenherzens auf Vorschlag von Chun (Taf. 41, Fig. 8 *n.c.branch.*) als Nervi cordis branchialis (Textfig. 5 *n.cord.branch.*).

Dort, wo sich das Kiemenganglion wieder verschmälert und in den eigentlichen Kiemennerven übergeht, treten drei feine, fast parallel verlaufende Nerven aus dem Ganglion aus; sie innervieren den dorsalen Haftmuskel der Kieme, und ich bezeichne sie darum als Nervi musculi branchialis superioris (Textfig. 5 *n.m.branch.sup.*).

Wie aus eben erwähnter Figur noch ersichtlich ist, verlassen zwei weitere, etwas kräftigere Nerven in der Nähe der Nervi musculi branchialis superioris das Ganglion, und dringen in die Dorsalwand des Eingeweidesackes ein.

Der Kiemennerv verläßt dann das Kiemenganglion und tritt in die Kieme selbst ein und zwar verläuft er dicht unter der Kiemenarterie; man vergleiche hierzu Schäfer (1904, Taf. I, Fig. 2 und Taf. II, Fig. 8). Vom Kiemennerven gehen dann feine Seitenäste rechts und links in die Kiemenblätter ab, ohne daß der Hauptnerv jedesmal zu einem sichtbaren Ganglion anschwillt.

Chéron (S. 54) hat diese Verhältnisse in der Hauptsache richtig dargestellt. Er kennt das langgestreckte Kiemenganglion mit den Nerven für das Kiemenherz und den Kiemenherzkanal und den in die Kieme eindringenden eigentlichen Kiemennerven. Nach Jattas nachgelassener Zeichnung sollen sich zwei Ganglienanschwellungen an der Kiemenbasis befinden, und zwar nennt er die erste davon »zweites Herzganglion« und die dicht dahinter liegende »Kiemenganglion«. In die Richtigkeit dieser Annahme muß ich allerdings berechtigte Zweifel setzen.

Aus dem eben Beschriebenen geht also hervor, daß der Nervus visceralis von *Sepia officinalis* folgende Organe innerviert:

Vena cava, Trichterdepressoren, Enddarm, Tintenbeutel mit Tintendrüse, Nidamentaldrüsen, Herz, Nierensack, Ausführgang der Geschlechtsorgane, Kiemenvene, Kiemenarterie, Kiemenherz, Kiemenmuskeln und die Kieme selbst.

6. und 7. Nervus pallialis und Nervus retractoris capitis posterior.

Jeder der beiden Mantelnerven (Fig. 7, 8, 9 *n.pall.*) entspringt an der hinteren äußeren Ecke des Ganglion viscerale als ein überaus

kräftig entwickelter Stamm. Mit ihm verläßt gleichzeitig ein dünner Nerv das Visceralganglion und legt sich der Innenseite des Pallialis dicht an, so daß er kaum vom Mantelnerven zu unterscheiden ist. Beide durchsetzen den Kopfknorpel und verstreichen innerhalb der muskulösen Leberkapsel nach hinten und außen, indem sie eine ziemliche Strecke weit zwischen dem Außenrand der Leberlappen und dem Innenrand des Rückziehmuskels des Kopfes verlaufen.

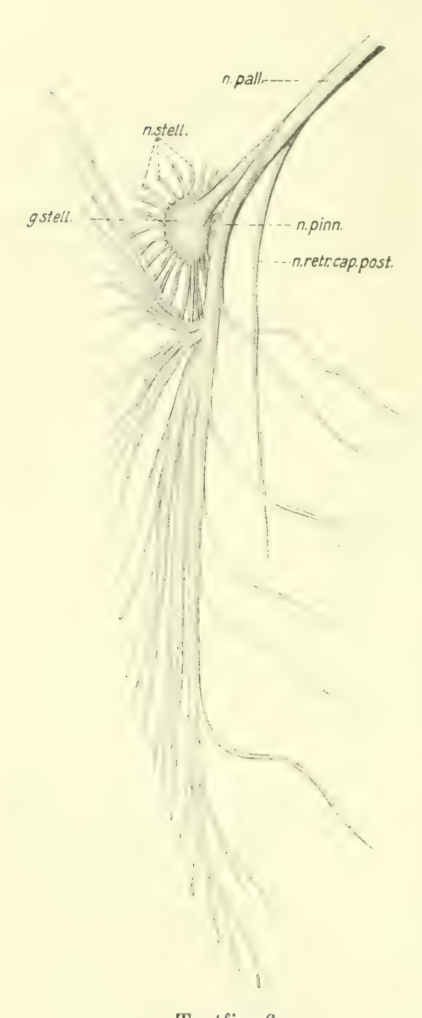
Es sei hier vor allem auf die Arbeit von Brock (1880) aufmerksam gemacht. Der Verfasser schreibt (S. 198), daß bei *Enoploteuthis* der Mantelnerv aus der Leberkapsel durch einen tiefen Spalt austrete, der jederseits den Retractor capitis medianus vom Retractor capitis lateralis trenne.

Der Nervus pallialis und sein Begleiter dringen nun bei *Sepia officinalis*, deren Musculus retractor capitis medianus und Musculus retractor capitis lateralis zu einem einheitlichen Retractor capitis verschmolzen sind, durch ein Foramen in diese Muskelmasse ein. Hier verläßt der Begleiter den Pallialis, geht in einem Bogen nach hinten und verliert sich allmählich in den hinteren Wandungen des Rückziehmuskels des Kopfes, wo dieser mit dem Depressor infundibuli sich vereinigt. Ich will deshalb diesen Nerv als Nervus retractoris capitis posterior bezeichnen. (Fig. 7, 9 u. Textfig. 6 *n.retr.cap.post.*).

Der Pallialis selbst durchsetzt die Muskelwand und spaltet sich sofort in zwei gleichstarke Äste: in einen äußeren, der die Hauptrichtung beibehält und in einen inneren, der nach hinten umbiegt.

Der äußere Ast tritt nach kurzem Verlauf in das bekannte Ganglion stellatum (Sternganglion, Mantelganglion) ein. Dieses Ganglion (Textfig. 6, *g.stell.*), das bei der Eröffnung der Mantelhöhle sofort auffällt, liegt bekanntlich auf der Innenseite des Mantels und zwar dort, wo Mantel und Körperwand zusammenstoßen. Es zeigt ungefähr die Gestalt eines rechtwinkligen ungleichseitigen Dreiecks, dessen Hypotenuse nach vorn und außen gewendet ist, dessen größerer Schenkel der Längsachse des Tieres parallel verläuft und dessen kürzerer Schenkel also senkrecht zu ihr steht. Die Ecken sind abgerundet. Der äußere Ast des Nervus pallialis dringt auf der Ventralseite ins Mantelganglion ein. Von den freien Rändern des Ganglions treten ungefähr 20 bis 25 Nerven strahlenförmig aus, daher die Bezeichnung »Sternganglion«. Diese Stellarnerven verlaufen eine kurze Zeit unter einer durchsichtigen Membran und dringen dann erst in die Muskulatur des Mantels ein, wo sie sich ungemein reich verzweigen (Fig. 6). Auch nach innen zu treten einige dünne Nerven aus dem Mantelganglion aus. Versucht man

nun, das Ganglion stellatum von seiner Unterlage abzuheben, so merkt man, daß eine Anzahl feiner Nervenfäden — ich zählte deren sieben bis acht — in die darunter liegende Muskulatur des Mantels eindringen. In Fig. 9, die uns das Nervensystem von der Dorsalseite zeigt, sind diese Nerven eingezeichnet.



Textfig. 6.
Rechtes Sternganglion von der Ventralseite.

Eine Commissur zwischen den beiden Sternganglien, wie sie vielen decapoden Cephalopoden zukommt, konnte ich bei *Sepia officinalis* nicht entdecken.

Der innere Ast des Pallialis zieht an der Innenseite des Ganglion stellatum entlang nach hinten und dringt dann dorsalwärts in die Muskulatur des Mantels ein. Zugleich kommen vom Hinterrande des Sternganglions zwei Commissuren, eine äußere kräftigere und eine innere etwas dünnere, die auf der Dorsalseite in diesen inneren Ast des Pallialis eintreten und mit ihm den Flossennerv = Nervus pinnarum bilden (Fig. 9, Textfig. 6 *n.pinn.*). Dieser mächtige Nervenstamm flacht sich aber nach ganz kurzem Verlauf nach hinten bedeutend ab und zerteilt sich in drei Gruppen flacher Nerven, die die Flossenmuskulatur außerordentlich reich mit Nervenfäden versorgen. Die hintere Gruppe innerviert die distale Hälfte, die mittlere Gruppe, deren Nerven oft wellenförmig verlaufen, einen kleineren nach vorn zu gelegenen Teil und die dritte Gruppe den vordersten Abschnitt der Flosse. So löst sich also der mächtige Flossennerv in etwa 25—30 flache Nerven auf, die in den Flossenknorpel eindringen, bis wohin sie in Fig. 9 und Textfig. 6 gezeichnet sind, und sich dann ungemein reich im Innern der Flosse verzweigen.

Weiter gehen vom innersten Ast des Flossennerven, der fast genau die Richtung von vorn nach hinten wahrt und hauptsächlich die Innervierung der hintersten Partie der Flosse übernimmt, eine ganze Anzahl von Nerven aus. Sie durchsetzen den Rückenknorpel und verlaufen dann in der durchsichtigen Membran, die den Schulp auf der Dorsalseite überzieht. Wir haben es also hier mit Nerven zu tun, denen die Innervierung der Dorsalseite des Tieres zukommt.

Endlich sei noch ein sehr flacher Nervenzweig erwähnt, der aus dem Nervus pallialis austritt und in der feinen Membran nach hinten verläuft, die dorsal die Leber überzieht.

Chéron (S. 56—58) gibt in der Hauptsache diese Verhältnisse bei *Sepia* richtig an. Doch kennt er nur eine Commissur zwischen Sternganglion und Flossennerv (nerf de la nageoire) und betrachtet ihre Eintrittsstelle als Ganglion (Fig. 31, 5). Ferner ist das Mantelganglion mit den austretenden Stellarnerven nicht richtig dargestellt, und die Seitenäste des Flossennerven, die die Dorsalseite des Tieres innervieren, sind Chéron völlig unbekannt. Der Begleiter des Nervus pallialis, den ich als Nervus retractoris capitis posterior bezeichnet habe, ist nach Chéron ein Seitenast des Mantelnerven.

Bei Jatta dagegen (Bauer, Fig. 11) tritt dieser Nerv ebenfalls getrennt vom Pallialis aus und verläuft parallel mit ihm nach hinten. Auch stimmen seine Angaben betreffs der Commissuren zwischen Sternganglion und Flossennerv.

Ein recht eigenartiges Verhalten zeigt nach Hancock (S. 8) der Nervus pallialis bei *Ommatostrephes todarus*, der auf seinem Wege zum Sternganglion zwei bis drei Äste abgibt. Es sei gestattet, diese interessante Stelle anzuführen: »The first (pl. 1, fig. 1 *u*.) of these passes off almost immediately to the muscles of the mantle a short way behind the head«; dieser Ast dürfte vielleicht unserm noch zu beschreibenden Nervus collaris entsprechen. Hancock berichtet dann weiter: »A little further down another branch (*u''*) is given off, which, dividing into two portions, sends one of them to the mantle — the membrane investing the viscera. The other (*w*), which is the larger, becomes attached to the anterior aorta; and after supplying this great vascular trunk with numerous twigs, follows a branch of it into the liver, where it was lost.«

Der Nerv, der nach Bauer (S. 178) bei *Sepia* zwischen Visceral- und Pallealnerven aus dem Hinterrand des Ganglion viscerale entspringen soll und der auch in Jattas nachgelassener Zeichnung zu finden ist, ließ sich trotz genauester Nachprüfung nicht auffinden.

8. Nervus collaris.

Dieser bis jetzt von den Autoren als Nervus accessorius pallialis beschriebene Nerv, den Chéron (S. 58/59) auch sehr treffend, wie wir noch sehen werden, als »Nerf de la calotte« bezeichnet hat, entspringt dicht neben dem Nervus pallialis und zwar etwas mehr nach außen und oben von diesem, also an der äußersten oberen Ecke des Ganglion viscerale (Fig. 7, 8, 9 *n.coll.*). Er verläuft nur eine kurze Strecke zwischen dem Nervus pallialis und dem Innenrand der muskulösen Leberkapsel. Bald darnach dringt er nach außen und gibt für die erwähnte Leberkapsel einen inneren und einen äußeren Ast ab, wie Fig. 7 und 9 zeigen. Der Hauptnerv dagegen verläuft weiter nach außen und hinten, biegt dann ziemlich plötzlich nach der Ventralseite um und innerviert den Musculus collaris (Brock, Taf. 11, Fig. 3 *M.c.*), wobei er sich in mehrere Äste auflöst; ich vermochte seine Endverzweigungen fast bis zum Trichterschließknorpel (Brock, Taf. 11, Fig. 3 *C.a.*) zu verfolgen.

Da dieser eben beschriebene Nerv keineswegs dem Verbreitungsgebiet des Nervus pallialis angehört und vollkommen seine Selbständigkeit wahrt, schlage ich vor, die bisherige Bezeichnung Nervus accessorius pallialis aufzugeben zugunsten der Benennung Nervus collaris.

Chéron (S. 58/59) hat diesen Nerven sicher schon gekannt, denn er schreibt ganz richtig (S. 59): »Au dessus du palléal, tout à côté, par conséquant de l'angle postéro-supérieur de la masse sous-oesophagienne, émane le nerf acessoire ou nerf de la calotte (Fig. 16, 7). Il se porte en déhors et pénètre dans le pilier de la tête. Il se distribue aux parois interne et postérieure de la calotte, après s'être divisé en un certain nombre de rameaux.«

9. Nervus retractoris capitis anterior.

Mit diesem Name bezeichne ich einen seitlich komprimierten bandförmigen Nerven, der etwas weiter nach vorn vom Nervus collaris an den Außenseiten des Ganglion viscerale entspringt (Fig. 7, 8, 9 *n.retr.cap.ant.*). Er verläuft in dem starken Kopfknorpel nach hinten und ein wenig nach außen, ungefähr in derselben Richtung wie der Mantelnerv. Bald nach seinem Austritt aus dem Visceralganglion gibt er nach schräg oben einen Nebenast ab, während der Hauptast in einem Bogen nach hinten und unten weitergeht und nach dem Verlassen des Knorpels in den Muskelmassen des Retractor capitis, die an den Hinterrand dieses Knorpels inserieren, sich hirschgeweihförmig gabelt.

Soweit mir die Literatur bekannt ist, finde ich bei keinem Autor

Angaben über diesen wichtigen und dabei ziemlich kräftig ausgebildeten Nerven von *Sepia.*

Nur Williams zeichnet bei *Loligo Pealii* einen entsprechenden Nerven in Textfig. 15, 11 ein und nennt ihn »nerf to the nuchal and cephalic retractors«. Allerdings entspringt er hier mehr nach dem Pedalganglion zu.

10. Nervus infundibuli posterior.

Der hintere Trichternerv (Fig. 8 *n.infd.post.*) entspringt als kräftiger Nervenstamm in der Mitte der Außenseite des Ganglion viscerale und zwar nach der Ventralseite zu. Er verläuft schräg nach hinten und ventralwärts in den gewölbten Außenwandungen des statischen Organs, also ungefähr in einem Halbkreis (Textfig. 7). Man sieht ihn bei der Präparation des centralen Nervensystems von der Seite im statischen Knorpel durchschimmern. Nach dem Verlassen des Knorpels wendet er sich in der ventralen Muskulatur des Kopfes weiter nach hinten und erreicht die Außenseiten der Vena cava.

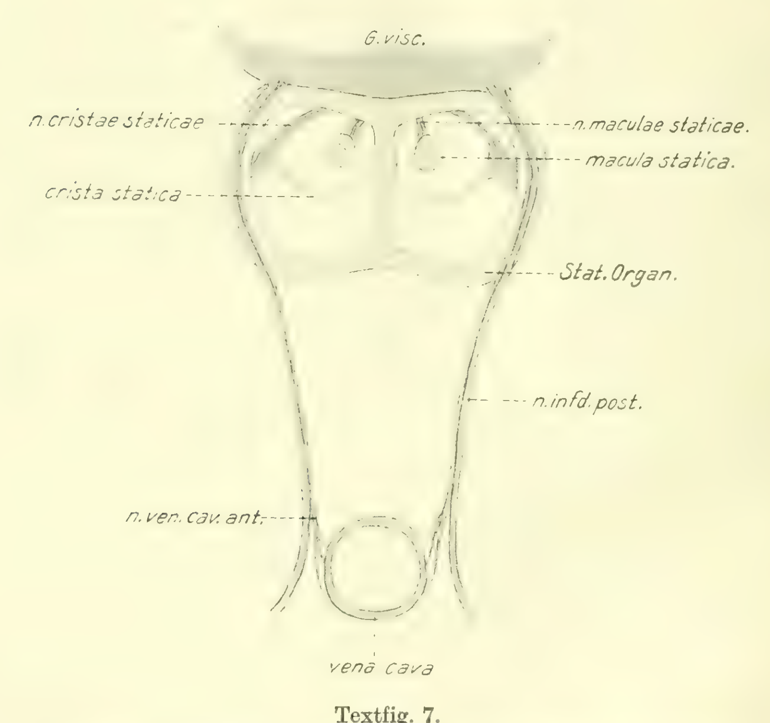
Bei Brock (Taf. 11, Fig. 3) finden wir die Austrittsstelle des hinteren Trichternerven, den er als unteren Trichternerven (*n.inf.inf.*) bezeichnet, aus der Kopfmuskulatur richtig angegeben. Ich verweise deshalb auf diese Zeichnung. Der hintere Trichternerv wendet sich dann, nachdem er die Wandungen der Vena cava erreicht hat, sofort nach außen und hinten und dringt zugleich in die hinteren äußeren Partien der dorsalen Trichterwand ein, wo er sich in drei bis vier Nervenfäden aufteilt. Textfig. 7 (*n.infd.post.*) mag diese etwas schwer darzustellenden Verhältnisse veranschaulichen.

Chéron gibt uns auf S. 55/56 eine ziemlich ausführliche Schilderung vom Trichternerven (nerf postérieur de l'entonnoire); sie ist allerdings in manchen Punkten unklar. Nach Chéron soll sich der Nerv hauptsächlich im Trichterschließknorpel verzweigen, während ich seine Hauptverzweigung im hinteren Teil des Trichters fand; allerdings konnte ich auch feine Nebenäste bis in die Nähe des Trichterschließknorpels verfolgen. Chéron zeichnet zwar in Fig. 16, 5 und 6 den hinteren Trichternerven mit ein, doch ist die Austrittsstelle aus dem Visceralganglion ungenau angegeben. In seiner Fig. 49, die einen Aufschluß geben sollte, fehlt der hintere Trichternerv vollkommen.

11. Nervus venae cavae anterior.

Der vordere Nerv der Hohlvene (Fig. 8 u. Textfig. 7 *n.ven.cav.ant.*) entspringt kurz hinter dem Nervus infundibuli posterior auf der

Ventralseite des Ganglion viscerale; er verläuft eine kurze Strecke von hinten nach vorn und legt sich der Innenseite des hinteren Trichternerven innig an. Beide durchsetzen gemeinsam die hintere äußere Wand des statischen Knorpels, dann die ventrale Kopfmuskulatur und erreichen die Wandungen der Vena cava (Textfig. 7). Während sich der hintere Trichternerv wie oben beschrieben nach außen wendet, löst sich sein Begleiter in drei bis vier Äste auf, die die Wandungen



Textfig. 7.

Schematische Darstellung des Verlaufs des *n.infd.post.* und des *n.ven.cav.ant.*

der Vena cava reich innervieren. Ich bezeichne darum diesen Nerven, der an den vorderen Abschnitt der Vena cava herantritt und sich dort verzweigt, als Nervus venae cavae anterior. Ich finde diesen Nerven in der Literatur nicht erwähnt.

Dagegen will Chéron (S. 59) einen »nerf de la grande veine« gefunden haben, der auf der Unterseite des hinteren Abschnittes der Unterschlundmasse, und zwar vor dem Visceralnerven entspringen soll. Den Verlauf dieser Nerven der Hohlvene beschreibt Chéron wie folgt: »Ils se portent d'arrière en avant jusqu' au contact des

nerfs antérieurs (!) de l'entonnoire, puis ils se réfléchissent d'avant en arrière sur les parois de la grande veine.«

Nach CHÉRON sollen also diese Nerven bei *Sepia* mit dem vorderen Trichternerven verlaufen, wie er sie auch in Fig. 16, 4 und 49, 13 dementsprechend einzeichnet. Nur ist in letzter Figur der punktierte Strich, der an den Nerven der Vena cava geht, ein Stückchen über dem dünnen Nerven hinausgezogen.

Bei *Chiroteuthis* gehen nach CHUN (S. 270) Äste des vorderen Trichternerven an die Vena cava.

Nerven des Ganglion pedale.

12. Nervus oculomotorius posterior.

Dieser bandförmige Nerv (Taf. XXXIII, Fig. 8 *n.oculom.post.*) entspringt in der Nähe des hinteren unteren Randes des Opticus nahe beim Olfactorius aus dem Ganglion pedale; er verläuft in der Orbita zunächst von oben nach unten und lehnt sich sehr bald an den Nervus olfactorius an, sodaß es fast den Eindruck erweckt, als ob er sich mit ihm vereinige. So verlaufen beide eine Strecke weit zusammen in einem Bogen am Hinterrande der Orbita, bis sich schließlich der Olfactorius wieder entfernt und in einem Bogen nach hinten zum »Geruchsorgan« zieht. Der Nervus oculomotorius posterior dagegen behält noch eine Strecke weit die gerade Richtung bei, gelangt auf die Ventralseite der Orbita und verzweigt sich dann an der Stelle in mehrere kräftige Fasern, wo die Augenmuskulatur am unteren Rande des Augenknorpels inseriert. Dieser Nerv ist also ein typischer Augenmuskelnerv.

Ich vermag demnach die Angaben von ZERNOFF (1869) zu bestätigen, nach denen der Geruchsnerv bei *Sepia* hinter der Wurzel des Augenmuskelnerven und unterhalb des Opticusstranges entspringt. Er schildert die Verhältnisse folgendermaßen: »Nachdem er (Olfactorius) sich darauf mit dem erwähnten Augenmuskelnerv zu einem gemeinschaftlichen Stamme verbunden hat (nur durch lockeres Bindegewebe, so daß sie leicht voneinander lospräpariert werden können), verläuft er (Olfactorius) längs der Innenfläche der oberen (?) Augenhöhlenwand. Bei der Vereinigung des hinteren Drittels der Augenhöhle mit dem mittleren, annähernd da, wo der Rand des Ganglion opticum dem Augapfel anliegt, trennt sich der Geruchsnerv wieder vom Muskelnerven.« Man vergleiche dazu seine Taf. 1, Fig. 1 *m*, die diese Verhältnisse ganz anschaulich zur Darstellung bringt.

Bei der Beschreibung des Nervus olfactorius von *Chiroteuthis imperator* erwähnt CHUN (1910 b, S. 269) folgende Tatsache: »Er

(Olfactorius) verläuft dem Bulbus dicht anliegend zum hinteren Orbitalrand, nachdem er vorher zwei sich gabelnde Äste abgegeben hat, die im Unterhautbindegewebe zur Muskulatur des hinteren Orbitalrandes streichen.« Ich vermute, daß diese Nerven dem oben geschilderten Nervus oculomotorius posterior homolog sind. Denn Olfactorius und hinterer Augenmuskelnerv legen sich auch bei *Sepia* so innig aneinander, daß es mir kaum gelang, sie voneinander zu trennen.

13. Nervus cristae staticae.

Dieser Nerv (Fig. 8 *n.crist.stat.*) tritt von der Ventralseite des Ganglion pedale aus und zwar dort, wo es sich scharf vom Ganglion viscerale absetzt. Er verläuft im Knorpel des statischen Organs nach hinten und außen und teilt sich bald in zwei Äste, die an die Crista statica herantretend sich in zahlreiche feine Äste auflösen.

Hamlyn-Harris (1903) ist dieser Nerv bei *Sepia* bekannt, doch finden wir bei ihm keine Angaben über seinen Ursprung. Auch mit Hilfe seiner Zeichnungen kann man sich kein klares Bild von diesem Nerven verschaffen.

Williams (1909) beschreibt S. 72 denselben Nerven bei *Loligo Pealii* als »nerve of crista statica« und zeichnet ihn in Textfig. 15, 15 an der entsprechenden Stelle ein.

14. Nervus maculae staticae.

Der Nerv der Macula statica (Fig. 8 *n.mac.stat.*) entspringt unmittelbar neben dem oben beschriebenen Nerven für die Crista aus dem Pedalganglion. Er verläuft aber mehr nach innen und ventralwärts, durchsetzt dabei die vordere Knorpelwand des statischen Organs und tritt nach kurzem Verlauf mit zwei Ästen an die Macula statica heran.

Auch dieser Nerv ist von Hamlyn-Harris in seinen Figuren eingezeichnet; es fehlt jedoch eine genauere Beschreibung bei ihm.

Williams kennt diesen Nerv bei *Loligo Pealii* ebenfalls und beschreibt ihn als »nerve of macula statica«; in seiner Textfig. 15, 16 zeichnet er ihn ein.

Auch Chun fand bei *Chiroteuthis imperator* eine Zweiteilung der statischen Nerven (*n.stat'* und *n.stat.''*).

15. Nervus infundibuli anterior und Nervus ophthalmicus inferior posterior.

Der vordere Trichternerv (Fig. 8 *n.infd.ant.*) tritt als außerordentlich kräftiger Nervenstamm aus der Unterseite des Ganglion pedale aus, durchsetzt sofort die Schädelkapsel und verstreicht an der Vorder-

seite des statischen Organs nach der Ventralseite des Kopfes, wobei er sich bald in fünf Äste zerteilt. Der äußere durchsetzt durch ein Foramen den Augenknorpel und verläuft innerhalb der Orbita und zwar auf deren ventraler Seite, parallel zum oben besprochenen Nervus oculomotorius posterior.

Diesen Ast des vorderen Trichternerven, den dünnen Nervus olfactorius und den hinteren Oculomotorius sieht man deutlich auf der Innenseite des Augenknorpels, wenn man vorsichtig den Augenbulbus, das Ganglion opticum und den »weißen Körper« entfernt.

Dort, wo sich der hintere Augenmuskelnerv in der an dieser Stelle inserierenden Augenmuskulatur verzweigt, dringt auch der eben beschriebene Ast des vorderen Trichternerven in die muskulöse Membran ein und verläuft, ohne sich zu verzweigen, auf der Ventralseite der Orbita nach außen bis in die Nähe der Iris, wo er sich reich verzweigt. Diesen typischen Augennerv, der in der Literatur nirgends beschrieben worden ist, nenne ich Nervus ophthalmicus inferior posterior. Will man sich vom Verlauf dieses Nerven eine anschauliche Vorstellung machen, so braucht man nur Fig. 8 und 9 zu kombinieren.

Chun erwähnt S. 270 bei *Chiroteuthis imperator* einen Nebenast des Trichternerven, der wahrscheinlich unsern Nervus ophthalmicus inferior posterior entspricht, und den er wie folgt beschreibt: »Er (Trichternerv) entspringt vom hinteren Ventralrand des Ganglion pedale, durchsetzt sofort den Schädelknorpel und gibt einen starken Ast zum unteren hinteren Orbitalrand ab (*n.inf.orb.*).« Diesen Nervus infraorbitalis, wie er diesen Nerven nennt, finden wir auch auf Taf. 41, Fig. 5 eingezeichnet.

Die andern Äste des vorderen Trichternerven verlaufen ventralwärts vor dem Vorderrand des statischen Organs und erreichen die Dorsalseite des Trichters. Der erste Ast geht nach dem vorderen Teil des Trichters, der zweite und dritte nach außen in den mittleren, der vierte dagegen nach außen und hinten in den hinteren Teil dieses Organs. Diese Verzweigungsart des vorderen Trichternerven finden wir schon bei Chéron (S. 60 und 61) richtig angegeben (Fig. 16, 3).

Nach Chun gibt dieser Trichternerv bei *Chiroteuthis* außer an den Trichter noch Äste an folgende Organe ab: Vena cava, Kopfpfeilermuskulatur, Musculus adductor infundibuli und Musculus collaris.

16. Nervus oculomotorius anterior.

Der vordere Augenmuskelnerv (Fig. 8 *n.oculom.ant.*) entspringt als breiter kräftiger Nerv aus der vorderen Außenseite des Ganglion pedale dort, wo es ins Armganglion übergeht. Er durchsetzt den Kopf-

knorpel und tritt nach kurzem Verlauf an einen Augenmuskel heran, der an der inneren Ventralfläche der Orbita inseriert, und nach vorn und außen verstreicht. Bei dem Eintritt in diesen Muskel verbreitert er sich erst und zerteilt sich dann in mehrere Äste.

Chun beschreibt (S. 270) bei *Chiroteuthis* zwei Nerven, die aus dem vorderen Rande des Ganglion pedale austreten. Den einen bezeichnet er als Nervus ophthalmicus inferior, den andern als Nervus oculomotorius. Der eine innerviert die Ventralfläche des Augenbulbus selbst, der andre hingegen einen kleinen Muskel auf dessen innerer Ventralfläche. Dieser letztere würde also mit unserm Nervus oculomotorius anterior identisch sein.

Nerven des Ganglion brachiale.

17. Nervi brachiales und Nervus tentacularis.

Aus dem Vorderrand des Ganglion brachiale treten jederseits fünf kräftige Nerven aus, von denen vier in die Arme gehen (Taf. XXXIII, Fig. 7, 8 u. Taf. XXXIV, Fig. 9 *n.brach.* 1 2, 3, 4), während zwischen drittem und viertem Armnerven und zwar ganz dicht an letzterem der fünfte entspringt und sofort in den Tentakel eintritt; man hat ihn Nervus tentacularis genannt.

Die Armnerven sind bandförmig und verlaufen in der inneren Wandung der Höhle, die den Schlundkopf einschließt, von hinten nach vorn; dabei wendet sich der erste Brachialnerv nach der Dorsalseite, der vierte nach der Ventralseite, während der zweite und dritte Armnerv die Außenseiten des Schlundkopfes einnehmen, wie Fig. 8 und 9 zeigen. An der Stelle nun, wo der Schlundkopf nach vorn sich verschmälert, und wo die Arme an der Kopfmuskulatur ansetzen, schwellen die vier Armnerven zu Ganglien an und zwar derart, daß die Ganglien der mehr dorsal gelegenen Armnerven weiter nach vorn liegen, als die der ventral verlaufenden. Jedes Ganglion ist mit dem des benachbarten Armnerven durch eine einfache, ziemlich kräftige Commissur verbunden, so daß die acht Armnerven durch eine geschlossene Ringcommissur (Commissura interbrachialis) in Verbindung stehen, wie Fig. 8 und 9 zeigen; außerdem tritt aus diesen Ganglien eine große Anzahl von Nerven aus, die die umgebende Kopfmuskulatur innervieren. Nach dem Verlassen der Ganglien treten die Armnerven, begleitet von den Brachialarterien, in die Arme selbst ein und zeigen ungefähr runden bis quadratischen Querschnitt mit gleichmäßigem Ganglienbelag, so daß sie also nicht perlschnurförmig eingeschnürt sind, wie man wohl manchmal angegeben findet. Man vergleiche hierzu die Querschnitte

durch die Arme von *Sepia* bei Guérin (1908). Je mehr sich die Armnerven den Spitzen der Arme nähern, um so mehr nehmen sie an Stärke ab. In den kräftigen Armnerven wurzelt nun eine große Anzahl von stärkeren und feineren Nerven, welche die Saugnäpfe, die Armmuskulatur und die Haut der Arme innervieren. Niemic (1885) fand auf Schnitten durch die Saugnäpfe von *Sepioteuthis*, daß der Nerv des Saugnapfstieles kurz vor seinem Eintritt in den Saugnapf zu einem Ganglion anschwillt (pl. IV, fig. 5). Ich konnte dasselbe bei *Sepia* nachweisen.

Der Tentakelnerv (Fig. 7, 8, 9 *n.tent.*) der also dicht neben dem vierten Armnerven aus dem Brachialganglion austritt, rundet sich ab, tritt sofort in die Basis des Tentakels ein, der ja ganz in der Nähe der Austrittstelle an einem Knorpelstückchen inseriert und durchläuft nun die ganze Länge des Fangarmes bis zur Spitze mit den Saugnäpfen, die besonders reich mit Ästen versorgt werden.

Außerdem wäre hervorzuheben, daß der Tentakelnerv von *Sepia officinalis* weder in die Ringcommissur der Armnerven einbezogen ist, noch daß er durch irgendwelche Nebencommissuren mit dieser Ringcommissur in Verbindung steht, wie auch aus den Fig. 8 und 9 hervorgeht.

Chun (1910 b) beschreibt auf S. 18 seines Werkes die Buccaltrichter und Heftungen der Oegopsiden. Er bezeichnet dabei die radiär gegen die Basen der Arme gerichteten Stützen des Buccaltrichters als »Buccalpfeiler« und hält die achtstrahlige Form des Buccaltrichters für die primitive, die sieben, bzw. sechsstrahlige für die abgeleitete.

Er schreibt dann weiter S. 18: »Die Pfeiler werden in ihrer ganzen Längsausdehnung von Nerven durchsetzt, welche ähnlich wie die Armnerven anschwellen und mit einem peripheren Belag von Ganglienzellen ausgestattet sind (Taf. 3, Fig. 16).

Man findet nun bei *Sepia officinalis* sieben solcher Buccalpfeiler und zwar sind hier die beiden dorsalen zu einem verschmolzen. Die Innenseite dieser sieben um den Mund herumstehenden Zapfen ist reich mit Runzeln bedeckt, während ich bei *Loligo*, den ich zum Vergleich heranzog, kleine Saugnäpfe auf der Innenseite konstatierte.

Ich fand bei der Präparation dieser Buccalpfeiler von innen diese von Chun bei Oegopsiden nachgewiesenen Nerven, die auch hier ganglionär angeschwollen sind, und die, wie sich auf Längsschnitten zeigte, einen peripheren Ganglienbelag aufweisen. An der Basis des Buccalpfeilers nahm aber die Stärke dieses Nerven bedeutend ab. Ich verfolgte dieses feine Nervchen durch die Armmuskulatur hindurch und sah es schließlich in der Innenseite des Armganglion verschwinden, von dem bekanntlich die Ringcommissur ausgeht.

Ein außerordentlich interessantes Verhalten zeigte der dorsale Buccalpfeiler, der nach CHUN durch Verschmelzung der ersten Buccalpfeiler jeder Seite entstanden sein soll. Ich fand im innern einen starken Nerven, der aber an der Basis dieses Buccalpfeilers in zwei dünne Nerven überging, von denen einer zum rechten, der andre zum linken ersten Armnerven zog. Es bestätigt also auch die Innervierung dieses dorsalen Buccalpfeilers (*pil.bucc.1*), daß er aus der Verschmelzung der beiden ersten Pfeiler entstanden ist. CHUNS Annahme wird dadurch unzweideutig bewiesen.

Ich bezeichne jeden dieser Nerven, für deren Funktion man eine Deutung noch nicht gefunden hat, als Nerv des Buccalpfeilers (Nervus pili buccalis) und gebe ihnen die entsprechende Nummer des Armnerven, also *n.pil.bucc.*1—*n.pil.bucc.*4 (Fig. 8 und 9).

CHÉRON hat die Armnerven schon sehr gut auf S. 62—64 beschrieben und seine Schilderung stimmt fast vollkommen mit der obigen überein. Er schreibt S. 62, daß die acht Armnerven eine geschlossene Commissur bilden. Dagegen lesen wir auf der nächsten Seite: »Il (nerf du long bras) reçoit une branche du nerf du quatrième bras ou bras inférieur avant le point correspondant au cercle anastomotique.« Außerdem will CHÉRON eine Anschwellung an der Spitze des Tentakelnerven, wo die Nerven nach den Saugnäpfen abgehen, gefunden haben.

Dieser Beschreibung nach würde also der Tentakelnerv durch eine besondere Commissur mit dem vierten Armnerven in Verbindung stehen. Trotz genauester Beobachtungen bei der Präparation ließ sich jedoch weder eine Verbindung zwischen Tentakel- und vierten Armnerven, noch eine Anschwellung des Tentakelnerven an der Spitze feststellen.

Vergleichend anatomisch interessant ist der Befund, den CHUN bei *Chiroteuthis* in bezug auf den Tentakelnerven gemacht hat. Bei diesem Oegopsiden spaltet sich nämlich der Tentakelnerv erst ziemlich spät vom vierten Armnerven ab, ist aber mittelst zweier Commissuren mit der einfachen Armnervencommissur in Verbindung gesetzt, wie uns seine Fig. 5 zeigt.

Die Angaben der früheren Autoren über die Armnervencommissur andrer dibranchiater Cephalopoden sind nachzuprüfen, da es nicht ausgeschlossen ist, daß Verwechslungen mit Brachialarterien vorliegen.

18. Nervi antorbitales superiores.

Die oberen Antorbitalnerven (Fig. 7, 8, 9 *n.antorb.sup.*), welche Bezeichnung CHUN für entsprechende Nerven bei *Chiroteuthis* eingeführt

hat, entspringen ungefähr in der Dreizahl aus dem vorderen oberen Rande des Ganglion pedale, bzw. aus dem ersten Armnerven und verzweigen sich genau wie bei *Chiroteuthis* in der vorderen dorsalen Pfeilermuskulatur des Kopfes. Bei der Präparation fand ich, daß diese breiten bandförmigen Nerven sehr oft Anastomosen bilden. In Fig. 3 sind die Antorbitalnerven durchsichtig gezeichnet, da sie sonst das Ganglion buccale superius verdecken würden.

Chéron beschreibt ganz kurz S. 61/62 diese und die noch zu erwähnenden unteren Antorbitalnerven bei *Sepia* als »nerf de la tête«.

Chun zeichnet sie (Fig. 5) bei *Chiroteuthis* ebenfalls in der Dreizahl.

19. Nervi antorbitales inferiores.

Die vier unteren Antorbitalnerven (Fig. 8 *n.antorb.inf.*) treten in der Nähe des Tentakelnerven und vierten Armnerven auf der Ventralseite des Ganglion pedale aus und innervieren die vordere ventrale Pfeilermuskulatur des Kopfes. Die beiden vorderen gehen mehr nach außen, während die beiden hinteren genau ventralwärts verlaufen.

Chun stellte dieselbe Verbreitung bereits bei *Chiroteuthis* fest.

20. Nervus ophthalmicus inferior anterior.

Zwischen dem Tentakelnerv und dem vordersten unteren Antorbitalnerv, und zwar gleichzeitig mit dem ersteren, tritt ein bandförmiger Nerv aus dem Pedalganglion aus. Er zieht in der ventralen vorderen Wandung der Orbita nach außen und verzweigt sich erst in der Nähe der Iris, also an deren vorderen unteren Seite. Beim Austritt aus dem Gehirn sieht er genau so aus, wie die beiden vorderen Antorbitales inferiores und ist daher wahrscheinlich von allen Autoren bis jetzt übersehen worden. Ich bezeichne diesen Nerven als Nervus ophthalmicus inferior anterior, da er das Gegenstück bildet zu dem schon oben beschriebenen Nervus ophthalmicus inferior posterior, der sich als Nebenast des vorderen Trichternerven erwies. Fig. 8 (*n.ophth. inf.ant.*) zeigt uns seine Ursprungsstelle und Fig. 9 seine Endverzweigungen.

Den Reichtum von Nerven, welche das Auge von *Sepia* mit Nerven versorgen, mag folgende Zusammenstellung zeigen:

1. Nervus opticus,
2. Nervus oculomotorius anterior und posterior als Augenmuskelnerven,

3. Nervus ophthalmicus superior anterior | als obere
Nervus ophthalmicus superior posterior | Augennerven,
Nervus ophthalmicus inferior anterior | als untere
Nervus ophthalmicus inferior posterior | Augennerven.

Hoffentlich gelingt es den Physiologen, die Funktion dieser Nerven endgültig festzulegen und ihnen eventuell treffendere Bezeichnungen zu geben.

Ich möchte hier kurz auf die Arbeit von Magnus (1902) verweisen, der durch Experimente an *Eledone* einen Verengerungsnerv, Erweiterungsnerv und Kolorationsnerv der Iris gefunden hat. Es fehlen aber hierüber noch anatomische Bestätigungen.

Nerven des Ganglion buccale superius.

21. Nervi labiales.

Außer den oben beschriebenen drei Commissurenpaaren, der
Commissura cerebro-buccalis,
Commissura brachio-buccalis,
Commissura buccalis superior inferior
tritt noch eine große Anzahl feiner Nerven aus dem Rande des Oberschlundganglions aus. Sie entspringen sowohl am vorderen Rande zwischen den Commissuren, die zum Unterschlundganglion gehen, als auch zwischen diesen Commissuren und der Commissura brachio-buccalis. Ich zählte ungefähr 25 Nerven, die auf diese Weise im Oberschlundganglion ihren Ursprung nehmen. Diese Nerven (Taf. XXXIII, Fig. 7, 8, Taf. XXXIV, Fig. 9 und Textfig. 1, 2 *n.lab.*) verlaufen zunächst in einer durchsichtigen Membran und legen sich dann innig den äußersten Muskelschichten des Schlundkopfes an. Diejenigen Nerven nun, die am Vorderrande, und zwar der Mittellinie genähert, aus dem Oberschlundganglion austreten, verlaufen fast gerade nach vorn, verzweigen sich mehrfach und innervieren den dorsalen Teil der Lippen. Die mehr nach außen von diesen entspringenden Nerven gehen an den Seiten des Schlundkopfes nach vorn und treten hier in die Lippen ein. Die Nerven endlich, die zwischen der Commissura buccalis superior inferior und der Commissura brachio-buccalis ihren Ursprung haben, laufen nach der Ventralseite, biegen dort erst nach vorn um und treten, sich verzweigend, in die Lippen ein. Die Lippennerven = Nervi labiales, wie ich diese Nerven nennen will, umfassen also fischreusenähnlich den ganzen Schlundkopf und ermöglichen so eine ungemein reiche Innervierung der Lippen von *Sepia*. Auffällig war mir bei der Präparation, daß diese Lippennerven in Gruppen zu zweien, seltener zu dreien aus dem Oberschlundganglion austraten.

Chéron gibt auf S. 51 eine ganz gute Beschreibung dieser »nerfs des lèvres« bei *Sepia* und zeichnet sie auch Fig. 15, 5 und 17, 2 ein.

Hancock (S. 4) fand bei *Ommatostrephes todarus* zahlreiche entsprechende Nerven des Oberschlundganglions.

Chun beschreibt diese Nerven bei *Chiroteuthis* als Nervi supra-pharyngei; doch sind sie hier nur in Zweizahl vorhanden.

Nerven des Ganglion buccale inferius.

22. Nervus mandibularis.

Wie schon oben bei der Besprechung des Eintritts der Commissura buccalis superior inferior in das Unterschlundganglion erwähnt wurde und wie das auch schon Chéron hervorhebt, verlaufen die Fasern dieser Commissur zum Teil zwischen dem Ganglion und der Nervenscheide nach vorn und beteiligen sich am Aufbau zweier Nerven, die an den vorderen Ecken des unteren Buccalganglions austreten. Es sind das die Nerven, die ich im folgenden als Unterkiefernerven (Textfig. 2, 3, 8 *n.mand.*) bezeichnen will. Sie verlaufen auf der Unterseite des Schlundkopfes nach vorn, dringen allmählich in die Muskulatur ein, und geben nach außen zwei kräftige Äste ab, die sofort in die Unterkiefermuskulatur eindringen und sich dort verzweigen. Der Rest des Nervus mandibularis wendet sich bei seinem Verlauf nach innen, dringt mehr und mehr in den Schlundkopf ein und erreicht in der Nähe der Mittellinie fast den Ausführgang der hinteren Speicheldrüsen, der sich gleichzeitig in die Bucca einsenkt. In Textfig. 3 ist dieser als Ductus glandis abdominalis bezeichnete Ausführgang zur Seite gelegt dargestellt; in Wirklichkeit verläuft er genau in der Mittellinie nach vorn, tritt kurz vor dem Unterschlundganglion zwischen den beiden Wülsten, die in dieser Zeichnung angedeutet sind, in die Muskulatur des Schlundkopfes ein, und führt direkt in der Nähe der sogenannten Submaxillardrüsen in die Mundöffnung. Ich vermochte nun die inneren Äste der Mandibularnerven parallel zum Ausführgang der hinteren Speicheldrüsen und durch das Drüsengewebe hindurch, fast bis zur Mündung des Ausführganges zu verfolgen, wobei sie ständig an Stärke abnahmen. Scheinbar handelt es sich hier um die Innervierung der Submaxillardrüsen.

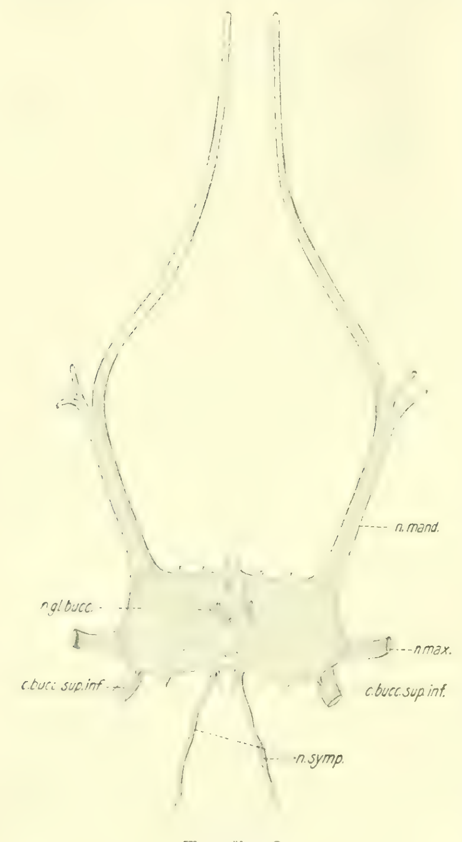
Zur Orientierung verweise ich auf die Arbeit von Wülker, im besonderen auf Taf. 4, Fig. 36 und 37, die uns den Schlundkopf von *Sepia officinalis* darstellen.

Hoffentlich gelingt es durch physiologische Versuche die Funktion dieser inneren Äste des Nervus mandibularis zu ermitteln. Chéron

beschreibt S. 51 kurz diesen Mandibularnerven bei *Sepia* als »nerf buccal«, ohne indes seine Verzweigungsart zu kennen.

23. Nervus maxillaris.

An den schmalen Außenseiten des rechteckigen Unterschlundganglions entspringt je ein breiter Nerv (Textfig. 2, 3, 8 *n.max.*). Er verläuft eine kurze Strecke nach oben auf der Außenseite des Schlundkopfes und dringt bald in die Muskulatur des Oberkiefers ein, wobei er sich in drei bis vier Äste gabelt. Es sind das sicher typische Nerven für die Muskulatur des Oberkiefers, weswegen ich sie auch als Oberkiefernerven (Nervi maxillares) benennen will.



Textfig. 8.
Ganglion buccale inferius von oben.

Chéron zeichnet zwar diesen Nerven des Unterschlundganglions in Fig. 17 ein, erwähnt ihn aber nirgends.

24. Andre Nerven des Unterschlundganglions.

Am Vorderrande des Ganglion buccale inferius, also zwischen den beiden Nervi mandibulares entspringt noch eine ganze Anzahl feiner Nervenfäden, von denen zwei ganz der Mittellinie genähert sind; leider konnte ich sie nur eine kurze Strecke nach vorn verfolgen, da sie bald sehr dünn wurden. Es liegt die Vermutung nahe, daß vielleicht der Ausfuhrgang der hinteren Speicheldrüsen oder gar die Zunge durch diese Nerven innerviert würden. Vielleicht kommt man mit physiologischen Versuchen weiter, wenn es überhaupt gelingen sollte, das Unterschlundganglion, das in einem Blutsinus liegt, ohne Nachteil fürs Versuchstier freizulegen.

Mehr nach außen von diesen, also in der Nähe der Nervi mandibulares, nehmen zwei weitere feine Nerven ihren Ursprung. Sie gehen an die Stellen, wo die Arteriae pharyngeales (buccales) in den Schlundkopf eindringen (Textfig. 3).

An der Hinterseite des Unterschlundganglions fand ich ebenfalls außer den weiter unten zu beschreibenden sympathischen Nerven noch einige dünne Fädchen; sie verloren sich bald in der Muskulatur des Schlundkopfes, wo dieser in den Ösophagus übergeht.

Versucht man das Unterschlundganglion von seiner Unterlage abzuheben, so merkt man bald, daß das Ganglion in der Mitte dem Schlundkopf angeheftet ist. Auf der Seite, mit der das Ganglion buccale inferius der Bucca anliegt, treten nämlich, ungefähr in der Mitte, mehrere Nerven (etwa zwölf) aus diesem Ganglion aus. Sie verlaufen in der Muskulatur des Schlundkopfes nach vorn und oben und treten zum Teil an die hier gelegene vordere Speicheldrüse (Buccaldrüse) heran. Ich habe deshalb diese Nerven in Textfig. 8 als Nervi glandis buccalis bezeichnet, ohne mich indes mit dieser Bezeichnung festlegen zu wollen.

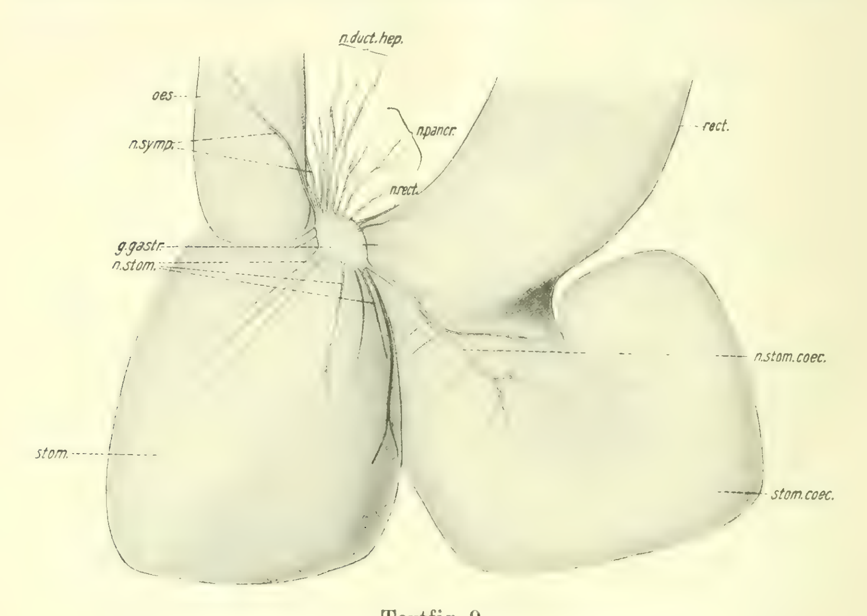
Ganz analoge Verhältnisse finden wir nach Hancock bei *Ommatostrephes todarus*. Nach ihm treten aus dem Unterschlundganglion drei Paar Nerven aus, von denen das mittlere in die Zunge, das zweite in die Unterkiefermuskulatur, das dritte und äußerste in die Oberkiefermuskulatur geht. Außerdem zieht ein Paar auf dem Ösophagus entlang, entspricht also unserm gleich zu beschreibenden Nervus sympathicus. Es ergibt sich demnach, daß bei *Sepia* und *Ommatostrephes* dieselben Nerven aus dem unteren Buccalganglion austreten.

Chun endlich hat bei *Chiroteuthis* zwei Nervenpaare des Unterschlundganglions, ein vorderes und ein seitliches beschrieben, die beide für Innervierung der Muskulatur des Schlundkopfes sorgen, und die er als Nervi infrapharyngei bezeichnet.

25. Nervus sympathicus.

Die beiden sympathischen Nerven (Fig. 9 und Textfig. 2, 3, 8 *n.symp.*) entspringen vom Hinterrande des Ganglion buccale inferius und zwar der Mittellinie genähert. Sie beschreiben einen Knick nach hinten und unten, wie Textfig. 2 zeigt, treten an den Ösophagus heran und verlaufen an seinen Seiten bis zum Magen als zwei getrennte dünne Nervenstränge. Sie durchsetzen also auch das Gehirn. Ich fand bei der Präparation, daß die beiden sympathischen Nerven kurz nach ihrem Austritt aus dem unteren Buccalganglion je einen dünnen Ast nach

innen abgaben, der sich sogar bei einem Exemplar zu einem gemeinsamen Nerven vereinigte und in den linken sympathischen Nerven wieder eintrat. In Textfig. 3 habe ich dieses Verhalten des sympathischen Nerven dargestellt. Die sympathischen Nerven schwellen auf dem Magen zu dem bekannten Magenganglion = Ganglion gastricum (Fig. 5, 9 und Textfig. 9 *g.gastr.*) an. Es liegt vorn auf der Ventralseite des Hauptmagens, wo dieser mit dem Spiralmagen und Enddarm zusammenstößt und zeigt ungefähr rhombische Gestalt. In der vorderen



Textfig. 9.
Haupt- und Spiralmagen mit Ganglion gastricum von der Ventralseite.

spitzen Ecke treten die beiden sympathischen Nerven ins Magenganglion ein.

Eine außerordentlich große Anzahl wichtiger Nerven entspringen nun von diesem Ganglion, deren ich nur folgende hervorheben will. Nach vorn laufen zwei kräftige Nerven, die sich gabeln und an die Ausfürgänge der Leber herantreten, die reich innerviert werden. Wir bezeichnen diese Nerven nach dem Vorschlag von Chun (S. 275) als Nervi ductus hepatici (*n.duct.hep.*). Zwischen ihnen und dem sympathischen Nerven sah ich noch drei feine Nervchen das Ganglion gastricum nach vorn verlassen und in benachbarten dünnen Membranen verschwinden. Eine weitere große Anzahl von Nerven des Magenganglions, deren hauptsächlichste ich in Textfig. 9 einzeichnete, innervieren sofort nach

ihrem Austritt den Hauptmagen, und man bezeichnet sie deshalb als Nervi stomachi (*n.stom.*). Es fiel mir unter ihnen eine Anastomosenbildung auf.

Aus der hinteren spitzen Ecke des Ganglion gastricum tritt ein kräftiger Nerv aus. Er verläuft nach hinten auf dem Spiralmagen und verzweigt sich hier recht eigenartig insofern die Nebenäste fast senkrecht zum Hauptast stehen. Vor allem verbreitet sich dieser Nerv dort, wo die Ausführgänge der Leber münden, und zwar ist dieses Mündungsfeld von strahlenförmig angeordneten Falten umgeben, wie aus Textfig. 9 ersichtlich ist. Der Nerv des Spiralmagens wird als Nervus stomachi coeci (*n.stom.coec.*) bezeichnet. Mehrere dünne Nerven des Magenganglions treten in die traubigen Pankreaszotten ein und sorgen somit für deren Innervierung. Sie werden nach CHUN Nervi pancreatici genannt. Ein stärkerer Ast, der in der vorderen stumpfen Ecke des Magenganglions wurzelt, begibt sich sofort auf die Dorsalseite des Enddarmes, den er innerviert. Er mag Nervus recti genannt sein. Außerdem sah ich vom Vorderrand des Magenganglions noch Nerven austreten und auf der dorsalen Seite des Magens sich ausbreiten.

CHÉRON (S. 65) kennt den sympathischen Nerven, der sich aber nach ihm bei *Sepia* kurz vor dem Magenganglion mit dem der gegenüberliegenden Seite zu einem Ast vereinigen soll. Außerdem sind ihm die Nerven des Hauptmagens (gésier) des Spiralmagens (estomac spiral) und des Enddarmes (rectum) bekannt. Dagegen sind die Angaben JATTAS (BAUER, S. 180, Fig. 12) höchst ungenau. Nach CHUN (S. 275) finden sich ungefähr dieselben Verhältnisse bei *Chiroteuthis*, wie ich sie für *Sepia officinalis* beschrieben habe.

Zusammenfassung.

Das centrale Nervensystem von *Sepia officinalis* setzt sich zusammen aus folgenden Ganglien: Ganglion cerebrale, Ganglion viscerale, Ganglion pedale, Ganglion brachiale, zu denen noch das Ganglion buccale superius und das Ganglion buccale inferius hinzukommen. Die Ganglien sind eng aneinander gerückt und durch Commissuren verbunden.

I. Vom Ganglion cerebrale aus verlaufen;

1. Nervus opticus nach der Retina,
2. Nervus postorbitalis nach der dorsalen Nackenmuskulatur,

3. Nervi ophthalmici superiores nach der dorsalen Haut des Auges und in die Nähe der Iris,
4. Nervus olfactorius nach dem Geruchsorgan.

II. Vom Ganglion viscerale aus verlaufen:
1. Nervus visceralis nach: Vena cava, Trichterdepressoren, Enddarm, Tintenbeutel mit Tintendrüse, Nidamentaldrüse, Herz, Nierensack, Ausführgang der Geschlechtsorgane, Kiemenvene, Kiemenarterie, Kiemenherz, Kiemenmuskeln und Kieme selbst,
2. Nervus pallialis nach dem Mantel und der Flosse,
3. Nervus retractoris capitis posterior nach dem hinteren Teil des Rückziehmuskels des Kopfes,
4. Nervus collaris nach dem Musculus collaris,
5. Nervus retractoris capitis anterior nach dem vorderen Abschnitt des Musculus retractor capitis,
6. Nervus infundibuli posterior nach dem hintersten Abschnitt des Trichters,
7. Nervus venae cavae anterior nach dem vorderen Abschnitt der Hohlvene.

III. Vom Ganglion pedale aus verlaufen:
1. Nervus oculomotorius posterior nach der hinteren ventralen Augenmuskulatur,
2. Nervus cristae staticae nach der Crista des statischen Organs,
3. Nervus maculae staticae nach der Macula des statischen Organs,
4. Nervus infundibuli anterior nach der hinteren ventralen Außenseite des Auges (Nervus ophthalmicus inferior posterior) und nach dem vorderen Teil des Trichters.
5. Nervus oculomotorius anterior nach einem vorderen ventralen Augenmuskel.

IV. Vom Ganglion brachiale aus verlaufen:
1. Nervi brachiales und Nervus tentacularis nach den Armen bzw. dem Tentakel,
2. Nervi antorbitales superiores nach der dorsalen Pfeilermuskulatur des Kopfes,
3. Nervi antorbitales inferiores nach der ventralen Pfeilermuskulatur des Kopfes,

4. Nervus ophthalmicus inferior anterior nach dem vorderen ventralen Außenrand des Auges bis in die Nähe der Iris.

V. Vom Ganglion buccale superius aus verlaufen:
1. Nervi labiales an die Lippen.

VI. Vom Ganglion buccale inferius aus verlaufen:
1. Nervus mandibularis nach der Muskulatur des Unterkiefers,
2. Nervus maxillaris nach der Muskulatur des Oberkiefers,
3. Nerven nach der vorderen Speicheldrüse und dem hintersten Abschnitt des Schlundkopfes,
4. Nervus sympathicus auf dem Ösophagus nach dem Magenganglion, von dem aus Nerven gehen an die Lebergänge, Pankreas, den Haupt- und Spiralmagen und an den Enddarm.

Da ich mich bei der Nomenklatur der einzelnen Nerven in der Hauptsache von dem Gesichtspunkt leiten ließ, die Nerven nach ihrem Verbreitungsgebiet zu benennen, sei am Schlusse meiner Arbeit noch ganz besonders darauf hingewiesen, daß es mir ferne liegt, mich auf die oben angeführten Namen festlegen zu wollen, und daß es doch in letzter Linie Aufgabe der Physiologen ist, die Funktion einiger von mir mit vielleicht etwas weitläufig klingenden Namen belegten Nerven klarzustellen. Dies gilt insbesondere für die von mir erwähnten sechs Augenmuskelnerven, deren Benennung sich wesentlich vereinfachen dürfte, wenn einmal das Experiment über ihre Natur einen eindeutigen Aufschluß geben sollte.

Leipzig, im Januar 1912.

Literaturverzeichnis.

1886. A. Appellöf, Japanska Cephalopoder. Kongl. Svenska Vetenskaps-Academiens Handlingar. Bandet XXI. Stockholm.

1889. — Teuthologische Beiträge I. Bergens Museums Aarsbereting for 1889. Bergen.

1890. — Teuthologische Beiträge II. Bergens Museums Aarsbereting for 1890. Bergen.

1905. S. Baglioni, Physiologische Differenzierung verschiedener Mechanismen des Centralnervensystems. II. Untersuchungen an Eledone moschata. Zeitschr. f. allgem. Physiologie. Bd. V.

1909. V. Bauer, Einführung in die Physiologie der Cephalopoden. Mitt. d. zoolog. Station Neapel. Bd. XIX.

1897. Th. Beer, Die Accomodation des Cephalopodenauges. Pflügers Archiv f. d. ges. Physiologie. Bd. LXVII.

1838. P. J. v. Beneden, Mémoire sur l'Argonaute. Nouveaux Mémoires de l'Académie royal d. Sciences d. Bruxelles. T. XI.

1867. P. Bert, Mémoire sur la physiologie de la Seiche. Mém. d. l. Société d. Sciences Phys. et Natur. de Bordeaux. T. V.

1827. de Blainville, Sèche (Sepia). Dictionnaire des Sciences Natur. T. XLVIII.

1900. F. Bottazi, u. P. Enriques, Recherches physiologiques sur le système nerveux visceral des Aplysies et de quelques Céphalopodes. Archives italiennes de Biologie. Vol. XXXIV.

1829. J. F. Brandt und J. T. C. Ratzeburg, Cephalopoda. Medizinische Zoologie. Bd. I. Berlin.

1836. Ed. Brandt, Remarques sur les nerfs stomato-gastriques ou intestinaux dans les animaux invertébrés. Suite 1. Annales d. Sciences Naturelles. Seconde Série. T. V. Zoologie. Paris.

1880. J. Brock, Versuch einer Phylogenie der dibranchiaten Cephalopoden. Morphol. Jahrbuch. Bd. VI.

1905a. A. J. Carlson, Comparative Physiologie of the Invertebrate heart. 1. The innervation of the heart. Biol. Bull. Woods Hole. Vol. IX. (War mir leider nicht zugängig.)

1905b. — Comparative Physiologie of the Invertebrate heart. 3. Physiologie of the cardiac nerves in Molluscs (continued). American Journal of Physiologie. Vol. XIV.

1866. Jules Chéron, Recherches pour servir à l'histoire du système nerveux des Céphalopodes dibranchiaux. Annales d. Sciences Naturelles. Cinquième Série. Zoologie. T. V.

1910a. C. Chun, Spirula australis. Ber. d. Math.-Phys. Kl. d. Kgl. Sächs. Gesellsch. d. Wissenschaften zu Leipzig. Bd. LXII.

1910b. — Die Cephalopoden. 1. Teil. Oegopsiden. Wissensch. Ergebnisse d. Deutschen Tiefseeexpedition 1898/99. Bd. XVIII. 1. Teil. Text u. Tafeln.

1867. J. L. Clarke, On the structure of the optic lobes of the Cuttle-Fish. Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Vol.CLVII.

1876. G. Colosanti, Anatomische und physiologische Untersuchungen über den Arm der Cephalopoden. Archiv f. Anatomie u. Physiologie.

1817. Georges Cuvier, Mémoire sur les Céphalopodes et sur leur Anatomie. Mémoires pour servir à l'histoire et à l'anatomie des Mollusques. Paris.

1878. M. J. Dietl, Untersuchungen über die Organisation des Gehirns wirbelloser Tiere. 1. Abt. Sitz.-Ber. d. math.-nat. Klasse d. kaiserl. Akademie d. Wissenschaften, Wien. Vol. LXXVII. 1. Abt. Aprilheft.

1908. W. Döring, Über Bau und Entwicklung des weibl. Geschlechtsapparates bei myopsiden Cephalopoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XCI.

1893. V. Faussek, Über den sogenannten »Weißen Körper« bei Cephalopoden. Mémoires de l'Académie Impériale d. Sciences de St.-Pétersbourg. VIIe Série. T. XLI.

1878. L. Fredericq, Recherches sur la physiologie du Poulpe commun (Octopus vulg.). Archives d. Zoologie expér. et générale. T. VII.

1878. FRITSCH, Über ein Präparat des Nervensystems von Eledone. Sitz-Ber. d. Gesellschaft naturf. Freunde zu Berlin.

1895. S. FUCHS, Beiträge zur Physiologie des Kreislaufes bei den Cephalopoden. PFLÜGERS Archiv f. d. ges. Physiologie. Bd. LX.

1909. W. GARIAEFF, Zur Histologie des centr. Nervensystems d. Cephalopoden. I. Subösophagealganglienmasse von Octopus vulgaris. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XCII.

1834. R. GARNER, On the nervous System of Molluscs Animals. Transactions of the Linnean Society of London.

1882. P. GIROD, Recherches sur la poche du noir des Céphalopodes des côtes de France. Paris.

1835. R. E. GRANDT, On the structure and characters of Loligopsis. Transactions of the zool. Society of London. Vol. I.

1886. H. GRENACHER, Abhandlungen zur vergl. Anatomie des Auges. 1. Retina der Cephalopoden. Abhandlungen d. naturf. Gesellschaft zu Halle. Bd. XVI.

1908. J. GUÉRIN, Contributions à l'étude des systèmes cutané, musculaire et nerveux de l'appareil tentaculaire des Céphalopodes. Archives d. Zool. expér. et gén. IVe Série. T. VIII.

1903. R. HAMLYN-HARRIS, Die Statocysten der Cephalopoden. Zool. Jahrbücher. Abt. f. Anatomie. Bd. XVIII.

1852. A. HANCOCK, On the Nervous System of Ommastrephes todarus. Annals and Magazine of Natural History. Second Series. Vol. X.

1904. H. HEINRICH, Über den Schlundkopf einiger dibranchiaten Cephalopoden. Zeitschr. f. Naturwissenschaften. Bd. LXXVII.

1865. V. HENSEN, Über das Auge einiger Cephalopoden. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XV.

1905. C. HESS, Beiträge zur Physiologie u. Anatomie d. Cephalopodenauges. Archiv. f. d. ges. Physiologie. Bd. CIX.

1900. R. HESSE, Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren. VI. Die Augen einiger Mollusken. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXVIII.

1877. H. v. IHERING, Vergleichende Anatomie des Nervensystems und Phylogenie der Mollusken. Leipzig.

1887a. G. JATTA, Sopra il cosi detto ganglio olfattivo dei cefalopodi. Bollettino della Società di Naturalisti in Napoli. Serie 1a, Vol. 1°, Anno 1°, fasc. 1°.

1887b. — La vera origine del nervo olfattivo nei Cefalopodi. Boll. d. Soc. di Naturalisti in Napoli. Serie 1a. Vol. I/, Anno 1°, fasc. 2°.

1889. — La innervazione delle braccia dei Cefalopodi. Boll. d. Soc. di Naturalisti in Napoli. Vol. III. Anno 3°, fasc. 2°.

1885. L. JOUBIN, Structure et développement de la branchie de quelques Céphalopodes des côtes de France. Archives d. Zoologie expér. et génér. Deuxième Série. T. III.

1862—66. W. KEFERSTEIN, Kopffüßler (Cephalopoden). BRONNS Klassen u. Ordn. d. Tierreichs. Bd. III. Abt. 2.

1878. R. KLEMENSIEVICZ, Beiträge zur Kenntnis d. Farbenwechsels d. Cephalopoden. Sitz.-Ber. d. math.-naturw. Kl. d. Kaiserl. Akademie d. Wissenschaft. Bd. LXXVIII. 3. Abt. Hft. 1—5.

1885. Fr. Kopsch, Das Augenganglion der Cephalopoden. (Vorl. Mitt.). Anat. Anzeiger. Bd. XI.

1899. — Mitteilungen über das Ganglion opticum der Cephalopoden. Internat. Monatsschrift f. Anatomie u. Physiologie. Bd. XVI.

1897. R. Krause, Über Bau und Funktion der hinteren Speicheldrüsen der Octopoden. Sitz.-Ber. d. Kgl. Preuss. Akademie d. Wissenschaften. Berlin, Jahrgang 1897. II. Halbband.

1900. A. Lang, Lehrbuch d. vergl. Anatomie der wirbellosen Tiere. 2. Aufl. Bd. III. 1. Abt.: Mollusken. Jena.

1850. C. Langer, Über einen Binnenmuskel des Cephalopodenauges. Sitz.-Berichte d. mathem.-nat. Kl. d. K. Akademie d. Wissenschaften, Wien. Bd. V. Jahrg. 1850. Hft. 6—10.

1883. E. R. Lankaster, Molluska. Encyclopaedia Britannica. 9th edition. Vol. XVI.

1894. M. v. Lenhossek, Zur Kenntnis der Netzhaut der Cephalopoden. Zeitschrift f. wiss. Zoologie. Bd. LVIII.

1896. — Histologische Untersuchungen am Sehlappen der Cephalopoden. Archiv f. mikroskop. Anatomie. Bd. XLVII.

1902. R. Magnus, Die Pupillenreaktion d. Octopoden. Archiv f. d. ges. Physiologie. Bd. XCII.

1907. W. Marchand, Studien über Cephalopoden. 1. Der männl. Leitungsapparat der Dibranchiaten. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXXVI.

1906. W. T. Meyer, Die Anatomie von Opistoteuthis depressa. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXXXV.

1910. Ad. Naef, Zur vergl. Anatomie u. Entwicklungsgeschichte des Blutgefäßsystems der Cephalopoden. Zool. Anzeiger. Bd. XXXVI.

1885. J. Niemic, Recherches morphologiques sur les ventouses dans le règne animal. Recueil Zoologique Suisse. Première Série. T. II. Genève.

1835. Rich. Owen, Cephalopoda. Cyclopaedia of anatomy and physiologie, edited by Todd. London.

1866. Ph. Owsjannikow und A. Kowalewsky. Über das Centralnervensystem und das Gehörorgan der Cephalopoden. Mémoires de l'Académie Imp. d. Sciences de St.-Pétersbourg. Série 7. T. XI.

1888. P. Pelseneer, Sur la valeur morphologique des bras et la composition du système nerveux central des Céphalopodes. Archives de Biologie. T. VIII. Paris.

1899. — Recherches morphologiques et phylogénétiques sur les Mollusques archaïques. Mém. couronnées et Mém. d. savants étrangers, publ. p. l'Académie royale des sciences de Belgique. T. LVII.

1867. M. Pelvet, De l'influence du système nerveux sur les changements de la peau et le mouvement des ventouses chez le Poulpe. Compt. Rend. d. Séances et Mém. d. l. Société d. Biologie. Paris. 4. Série. T. IV.

1878. G. Pfeffer, Notiz über die Commissur zwischen den beiden Ganglia stellata der Cephalopoda octopoda. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXX.

1890. H. J. Posselt, Todarodes sagittatus. En anatomisk Studie. Videnskabelige Meddelelser fra den naturhistorische Forening i. Kjobenhavn.

1891. B. Rawitz, Zur Physiologie der Cephalopodenretina. Archiv f. Anatomie u. Physiologie; Physiolog. Abt. Jahrg. 1891.

1800. A. Scarpa, Anatomische Untersuchungen des Gehörs und Geruchs. Nürnberg.

1904. P. Schäfer, Über die Atmungsorgane der tetra- und dibranchiaten Cephalopoden. Inaugur. Dissert. Leipzig.

1890. J. Steiner, Die Funktion des Centralnervensystems d. wirbellosen Tiere. Sitz.-Ber. d. Kgl. Preuss. Akademie d. Wissensch. zu Berlin. Jahrg. 1890. 1. Halbband.

1874. L. Stieda, Studien über den Bau der Cephalopoden. I. Abt.: Das centr. Nervensystem des Tintenfisches (Sepia officinalis). Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXIV.

1752. J. Swammerdam, Zergliederung der spanischen Seekatze (Sepial maris). Biblia naturae. (Deutsche Übersetzung von Boerhave.) Leipzig.

1800. W. G. Tilesius, Über Gehirn u. Nervensystem des Tintenwurms (Sepiae offinalis). Beiträge f. d. Zergliederungskunst v. Insenflamm u. Rosenmüller. Bd. 1. Leipzig.

1895. J. v. Uexküll, Physiolog. Untersuchungen an Eledone moschata. IV. Zur Analyse u. Funktion des Centralnervensystems. Zeitschr. f. Biologie. Bd. XXXI.

1885. M. Vialleton, Les centres nerveux des Céphalopodes. Comptes rendus d. Séances de l'Académie des Sciences. T. CI. 2e part. Paris.

1908. Gr. B. Watkinson, Untersuchungen über die sogenannten »Geruchsorgane« der Cephalopoden. Inaug. Dissert. d. Univ. Zürich. G. Fischer, Jena.

1898. V. Willem, Résumé de nos connaissances sur la physiologie des Céphalopodes. Bulletin scientifique de la France et de la Belgique. T. XXXI. Paris.

1909. L. W. Williams, The Anatomy of the Common Squid. (Loligo pealii). Publ. under the Patronage of the Amer. Museum of Natural History. New-York City.

1910. G. Wülker, Über Japanische Cephalopoden. Beitr. z. Kenntnis d. System. u. Anat. d. Dibranchiaten. Inaug.-Dissert. d. Univ. Leipzig. Akad. Buchdruck. v. Straub, München.

1869. D. Zernoff, Über das Geruchsorgan d. Cephalopoden. Bull. Soc. Imp. nat. Moscou.

Erklärung der Abbildungen.

Buchstabenerklärung:

c, commissura = Commissur;
n, nervus = Nerv;
g, ganglion = Ganglion;
a.phar, Arteria phyngealis (buccalis) = Schlundkopfarterie;
oes, Oesophagus = Speiseröhre;
stom, Stomachus = (Haupt-)Magen;
stom.coec, Stomachus coecus = Blindmagen (Spiralmagen);
rect, Rectum = Enddarm;

d.gl.abd, Ductus glandis abdominalis = Ausführgang d. hinteren Speicheldrüsen;

atr, Atramentum = Tintenbeutel;

m.branch.sup, Musculus branchialis superior = oberer
m.branch.inf, Musculus branchialis inferior = unterer } Kiemenmuskel;

g.cer, Ganglion cerebrale = Cerebral(Hirn)-Ganglion;

lob.vert, Lobus verticalis = Scheitellappen;

lob.front.sup, Lobus frontalis superior = oberer
lob.front.inf, Lobus frontalis inferior = unterer } Frontallappen;

lob.bas.ant, Lobus basalis anterior = vorderer
lob.bas.post, Lobus basalis posterior = hinterer } Basallappen;

g.visc, Ganglion viscerale = Visceral-(Eingeweide-)Ganglion;

g.ped, Ganglion pedale = Pedal-(Fuß-)Ganglion;

g.brach, Ganglion brachiale = Brachial-(Arm-)Ganglion;

g.bucc.sup, Ganglion buccale superius = Oberschlundganglion (oberes Buccalganglion);

g.bucc.inf, Ganglion buccale inferius = Unterschlundganglion (unteres Buccalganglion);

g.stell, Ganglion stellatum = Stern-(Mantel-)Ganglion;

g.opt, Ganglion opticum = Augen-(Opticus-)Ganglion;

g.pedunc, Ganglion pedunculi = Augenstielganglion;

g.branch, Ganglion branchiale = Kiemenganglion;

g.gastr, Ganglion gastricum = Magenganglion;

c.cer.bucc, Commissura cerebro-buccalis = Commissur zwischen Cerebral- und oberem Buccalganglion;

c.cer.brach, Commissura cerebro-brachialis = Commissur zwischen Cerebral- und Brachialganglion;

c.brach.bucc, Commissura brachio-buccalis = Commissur zwischen Brachial- und oberem Buccalganglion;

c.bucc.sup.inf, Commissura buccalis superior inferior = Commissur zwischen oberem und unterem Buccalganglion;

c.interbr, Commissura interbrachialis = Commissur zwischen den Armnerven (Ringcommissur);

c.visc.ant, Commissura visceralis anterior = vordere
c.visc.post, Commissura visceralis posterior = hintere } Commissur zwischen den Visceralnerven;

c.lat, Commissura lateralis = Seitencommissur;

n.antorb.sup, nervi antorbitales superiores = obere
n.antorb.inf, Nervi antorbitales inferiores = untere } Antorbitalnerven;

n.art.branch, Nervi arteriae branchialis = Nerven der Kiemenarterie;

n.atr, Nervus atramenti = Nerv des Tintenbeutels;

r.ext, Ramas externus = äußerer Ast
r.int, Ramus internus = innerer Ast } des Tintenbeutelnerven;

n.brach 1, 2, 3, 4, Nervus brachialis 1, 2, 3, 4 = Nerv des 1., 2,. 3., 4. Armes;

n.branch, Nervus branchialis = Kiemennerv;

n.coll, Nervus collaris = Nerv des Musculus collaris;

n.cord, Nervus cordis = Herznerv;

n.cord.branch, Nervi cordis branchialis = Nerven des Kiemenherzens;

n.crist.stat, Nervus cristae staticae = Nerv der Crista statica;

n.depr.infd, Nervus depressoris infundibuli = Nerv des Trichterdepressors;

n.duct.hep, Nervi ductus hepatici = Nerven des Ausführgangs der Leber;
n.gl.bucc, Nervi glandis buccalis = Nerven der vorderen Speicheldrüse;
n.gl.nid, Nervi glandis nidamentalis = Nerven der Nidamentaldrüsen;
n.infd.ant, Nervus infundibuli anterior = vorderer Trichternerv;
n.infd.post, Nervus infundibuli posterior = hinterer Trichternerv;
n.lab, Nervi labiales = Lippennerven;
n.mac.stat, Nervus maculae staticae = Nerv der Macula statica;
n.mand, Nervus mandibularis = Unterkiefernerv;
n.max, Nervus maxillaris = Oberkiefernerv;
n.m.branch.sup, Nervi musculi branchialis superioris = Nerven des oberen Kiemenmuskels;
n.m.branch.inf, Nervi musculi branchialis inferioris = Nerven des unteren Kiemenmuskels;
n.nephr, Nervi nephridii = Nerven des Harnsackes;
n.oculom.ant, Nervus oculomotorius anterior = vorderer } Augenmuskelnerv.
n.oculom.post, Nervus oculomotorius posterior = hinterer } Augenmuskelnerv.
n.olf, Nervus olfactorius = Nerv fürs »Geruchsorgan«;
n.ophth.sup.ant, Nervus ophthalmicus superior anterior = vorderer oberer Augennerv;
n.ophth.sup.post, Nervus ophthalmicus superior posterior = hinterer oberer Augennerv;
n.ophth.inf.ant, Nervus ophthalmicus inferior anterior = vorderer unterer Augennerv;
n.ophth.inf.post, Nervus ophthalmicus inferior posterior = hinterer unterer Augennerv;
n.opt, Nervus opticus = Sehnerv;
n.ovid, Nervus oviducti = Nerv für den weiblichen Leitungsapparat;
n.pall, Nervus pallialis (pallealis) = Mantelnerv;
n.pancr, Nervi pancreatici = Nerven der Pancreas;
n.pil.bucc. 1, 2, 3, 4, Nervus pili buccalis 1, 2, 3, 4 = Nerv des 1., 2., 3., 4. Buccalpfeilers;
n.pinn, Nervus pinnarum = Flossennerv;
n.postorb, Nervus postorbitalis = Postorbitalnerv;
n.rect, Nervus recti = Nerv des Enddarms;
n.retr.cap.ant, Nervus retractoris capitis anterior = vorderer } Nerv des Rückziehmuskels d. Kopfes;
n.retr.cap.post, Nervus retratoris capitis posterior = hinterer } Nerv des Rückziehmuskels d. Kopfes;
n.stom, Nervi stomachi = Nerven des Hauptmagens;
n.stom.coec, Nervus stomachi coeci, Nerv des Blind(Spiral-)Magens;
n.symp, Nervus sympathicus = sympathischer Nerv;
n.tent, Nervus tentacularis = Tentakelnerv;
n.vas.def, Nervus vasis deferentis = Nerv des männl. Leitungsapparates;
n.ven.branch, Nervi venae branchialis = Nerven der Kiemenvene;
n.ven.cav.ant, Nervus venae cavae anterior = vorderer } Nerv d. Vena cava;
n.ven.cav.post, Nervus venae cavae posterior = hinterer } Nerv d. Vena cava;
n.visc, Nervus visceralis = Eingeweidenerv.

Tafel XXXII.

Fig. 1. Präparat vom centralen Nervensystem, Augenganglion und Augenbulbus von *Sepia* von der Dorsalseite. Phot. Natürl. Größe.

Fig. 2. Linkes Augenganglion von außen. Phot. Natürl. Größe.

Fig. 3. Linkes Augenganglion von innen. Phot. Natürl. Größe.

Fig. 4. Rechtes Auge von innen mit eintretenden Retinanerven. Phot. Natürl. Größe.

Fig. 5. Präparat vom Ganglion gastricum mit austretenden Nerven. Phot. Vergr. etwa $2^1/_2:1$.

Fig. 6. Rechtes Sternganglion mit austretenden Stellarnerven. Phot. Natürl. Größe.

Tafel XXXIII.

Fig. 7. Das centrale Nervensystem von *Sepia officinalis* von der Dorsalseite. Vergr. etwa $4^1/_2:1$.

Fig. 8. Das centrale Nervensystem von *Sepia officinalis* von der rechten Seite. Vergr. etwa $4^1/_2:1$.

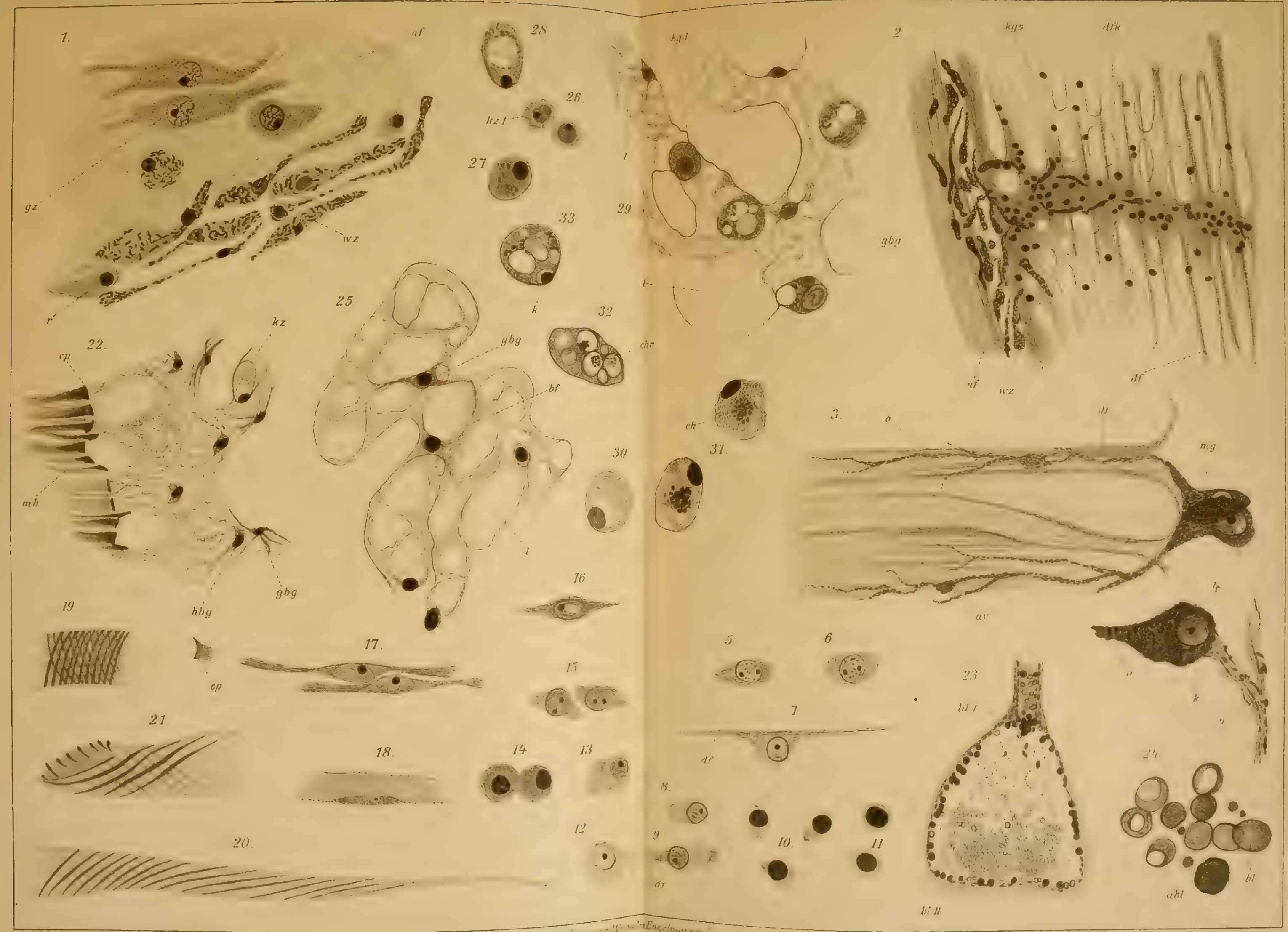
Tafel XXXIV.

Fig. 9. Übersicht über das gesamte Nervensystem von *Sepia officinalis* von der Dorsalseite. Vergr. etwa $1^1/_2:1$.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.





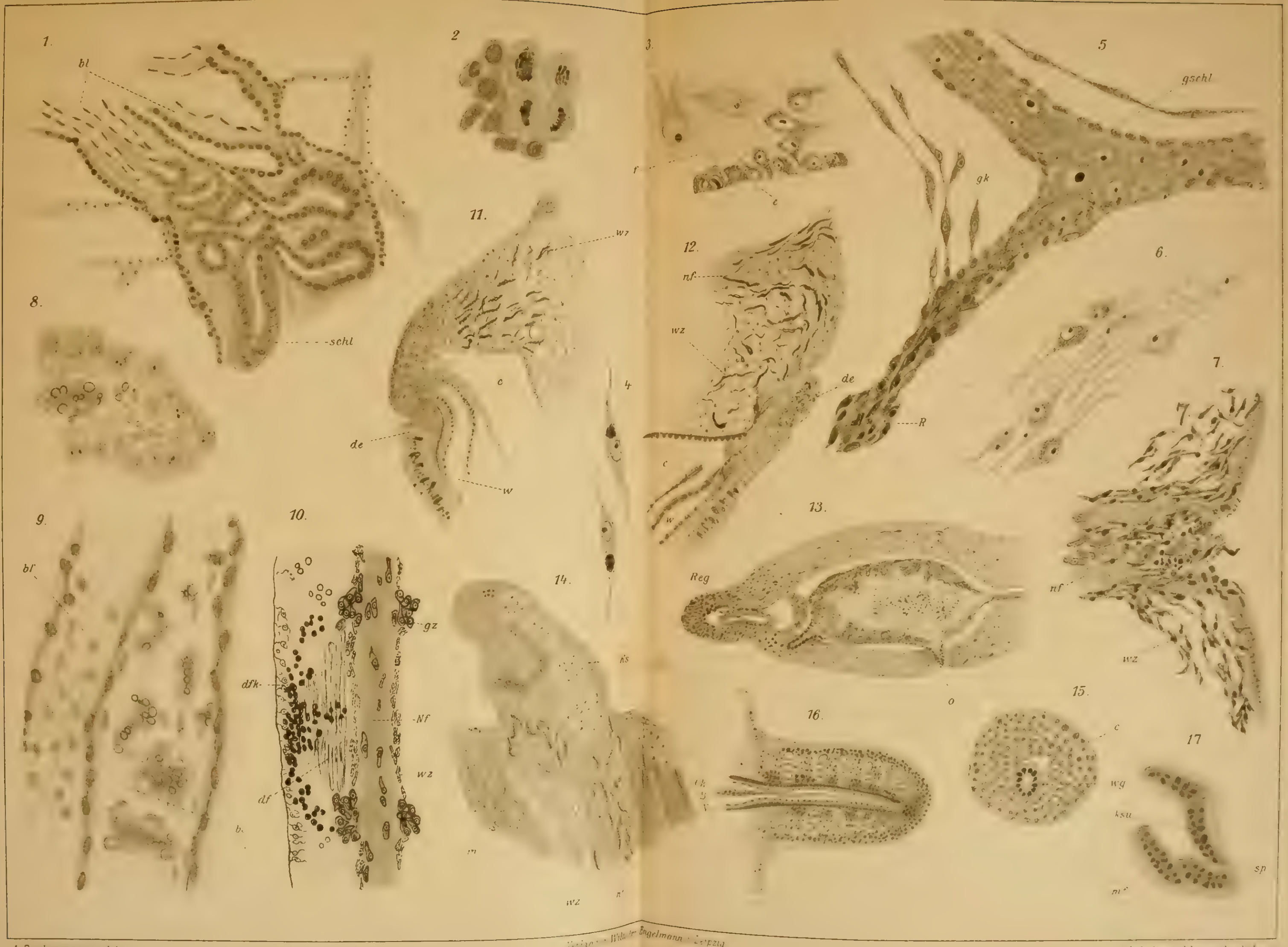


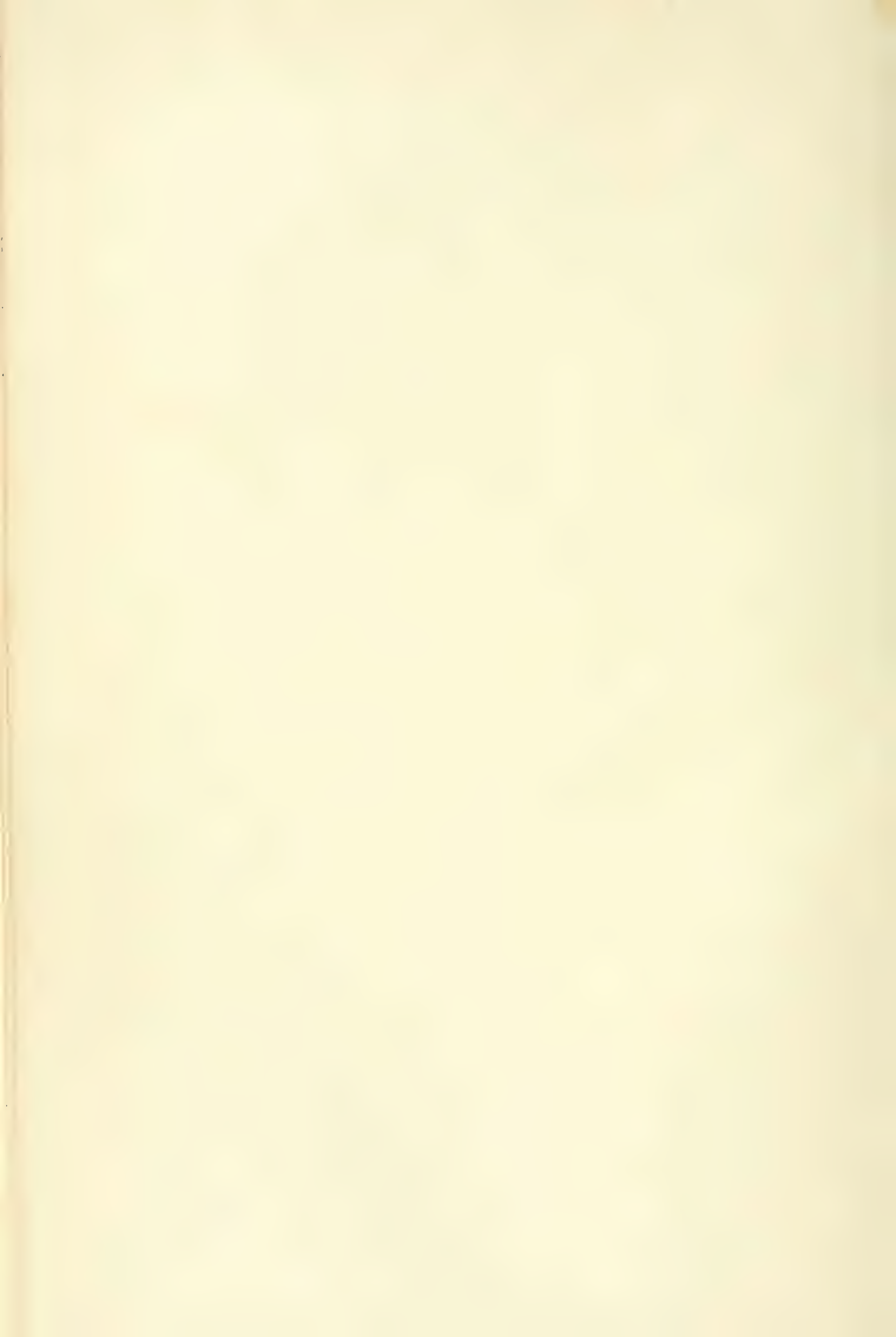
A. Reichensperger del. Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena





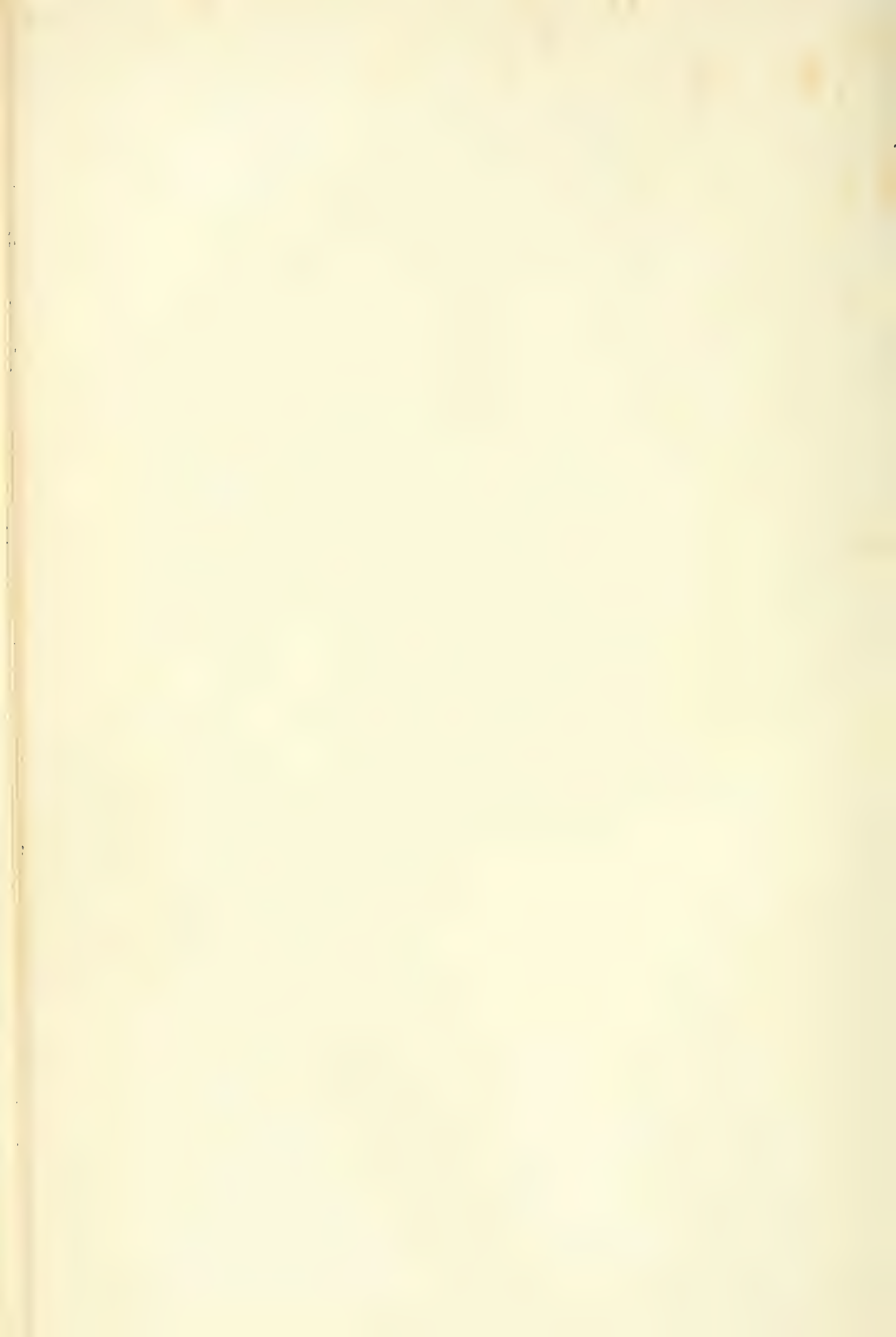


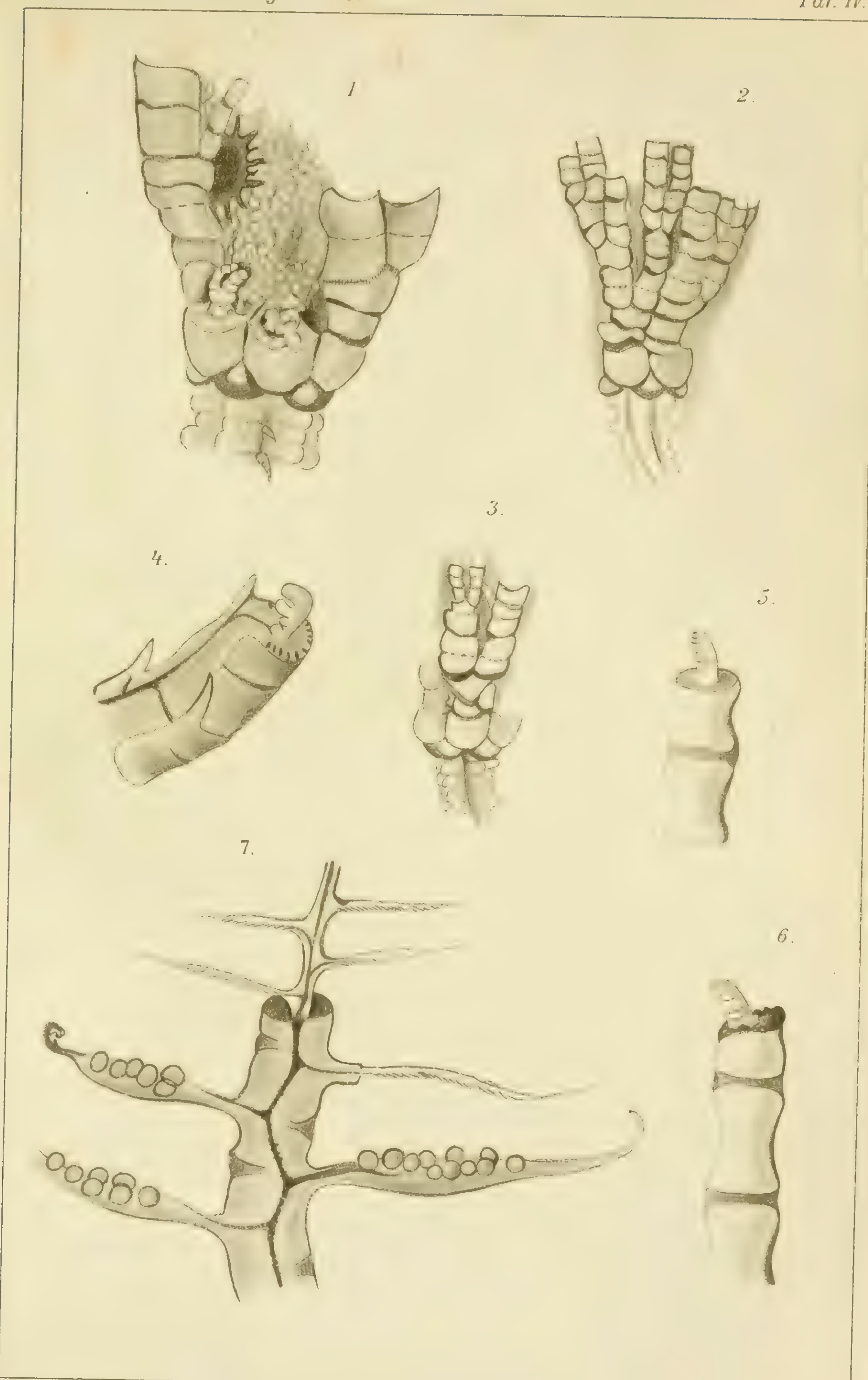

1.
bl
schl
2
3.
f
c
5
gschl
gk
R
11.
wz
c
de
w
12.
nf
wz
de
c
w
4
6.
7.
nf
wz
8.
9.
bl
10.
gz
dfk
Nf
wz
df
14.
13.
Reg
15.
c
wg
ksu
16.
17
sp





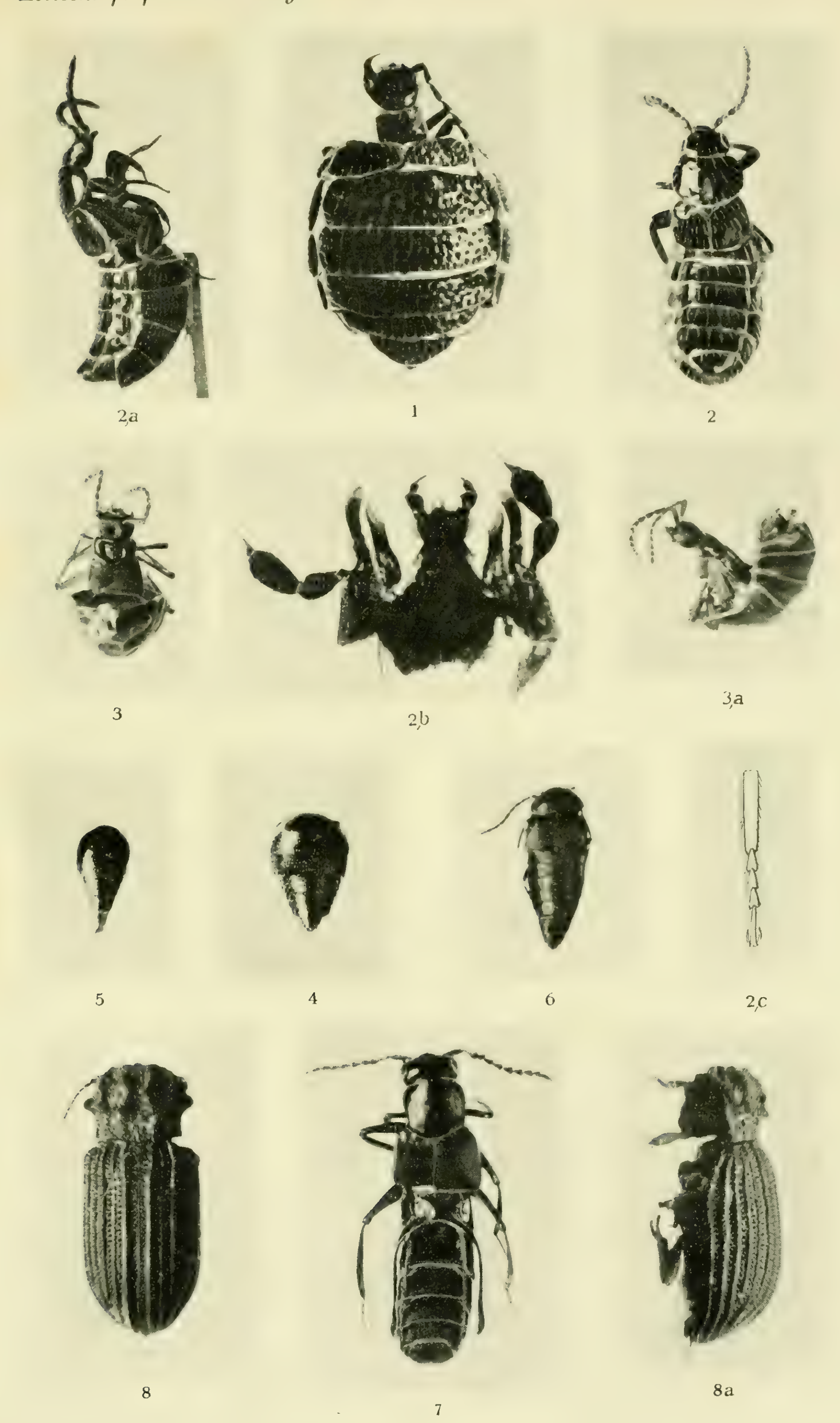
A. Reichensperger del. Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig Lith. Anst. v. Johannes Arndt. Jena.





A. Reichensperger del. | Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig. | Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.

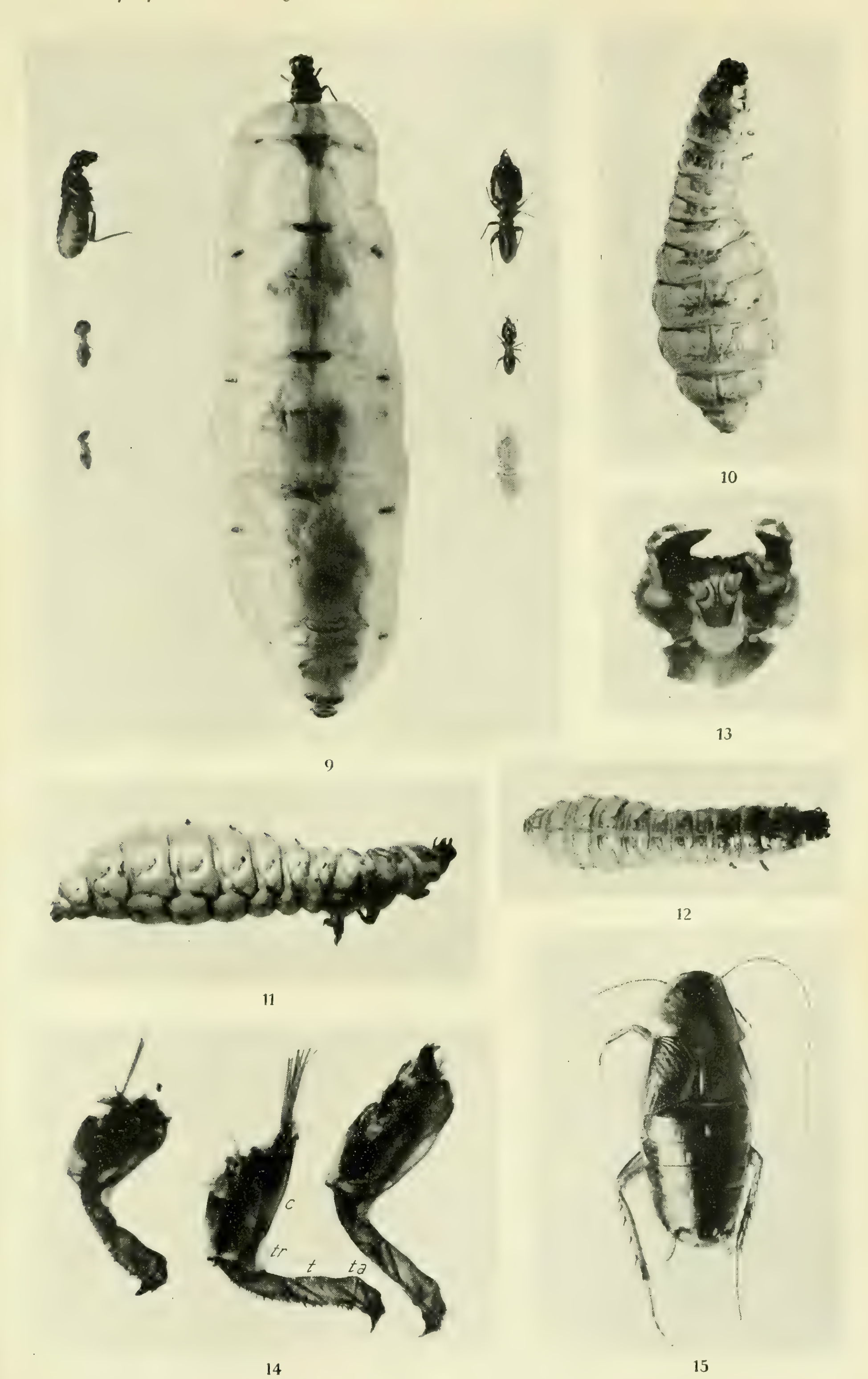




Wasmann mikrophotogr.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.





9

10

13

11

12

14

15

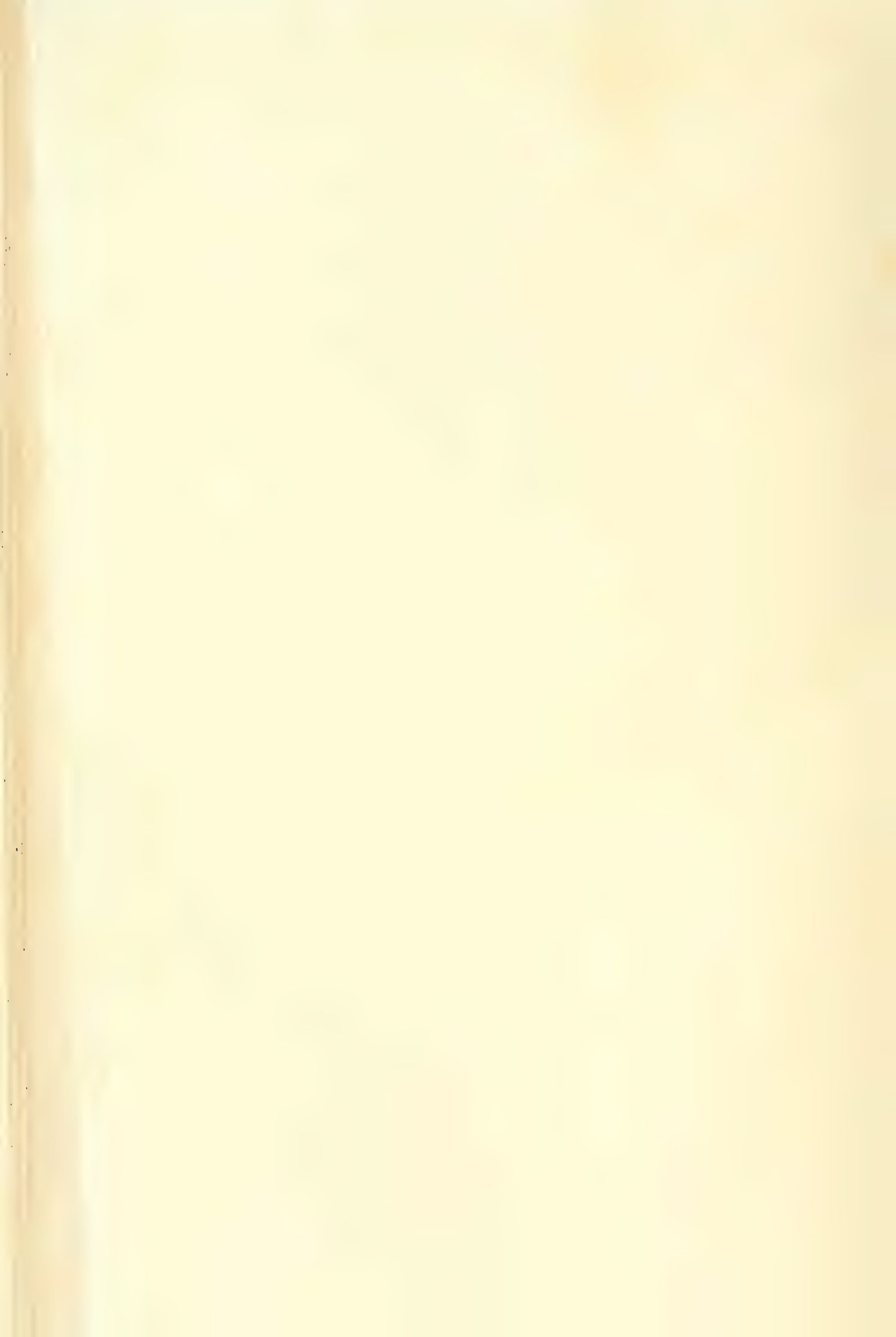
Wasmann mikrophotogr. *Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.*

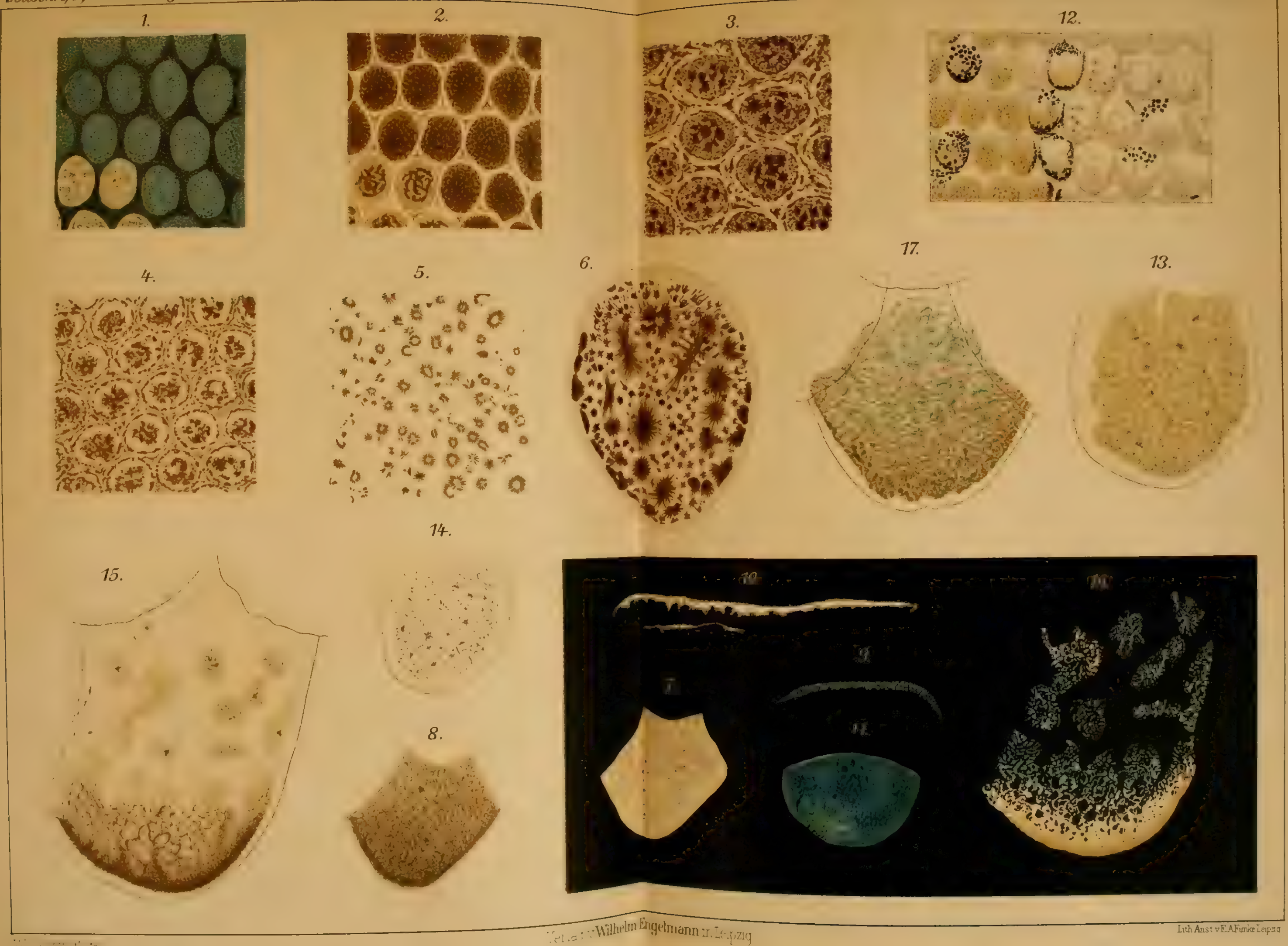




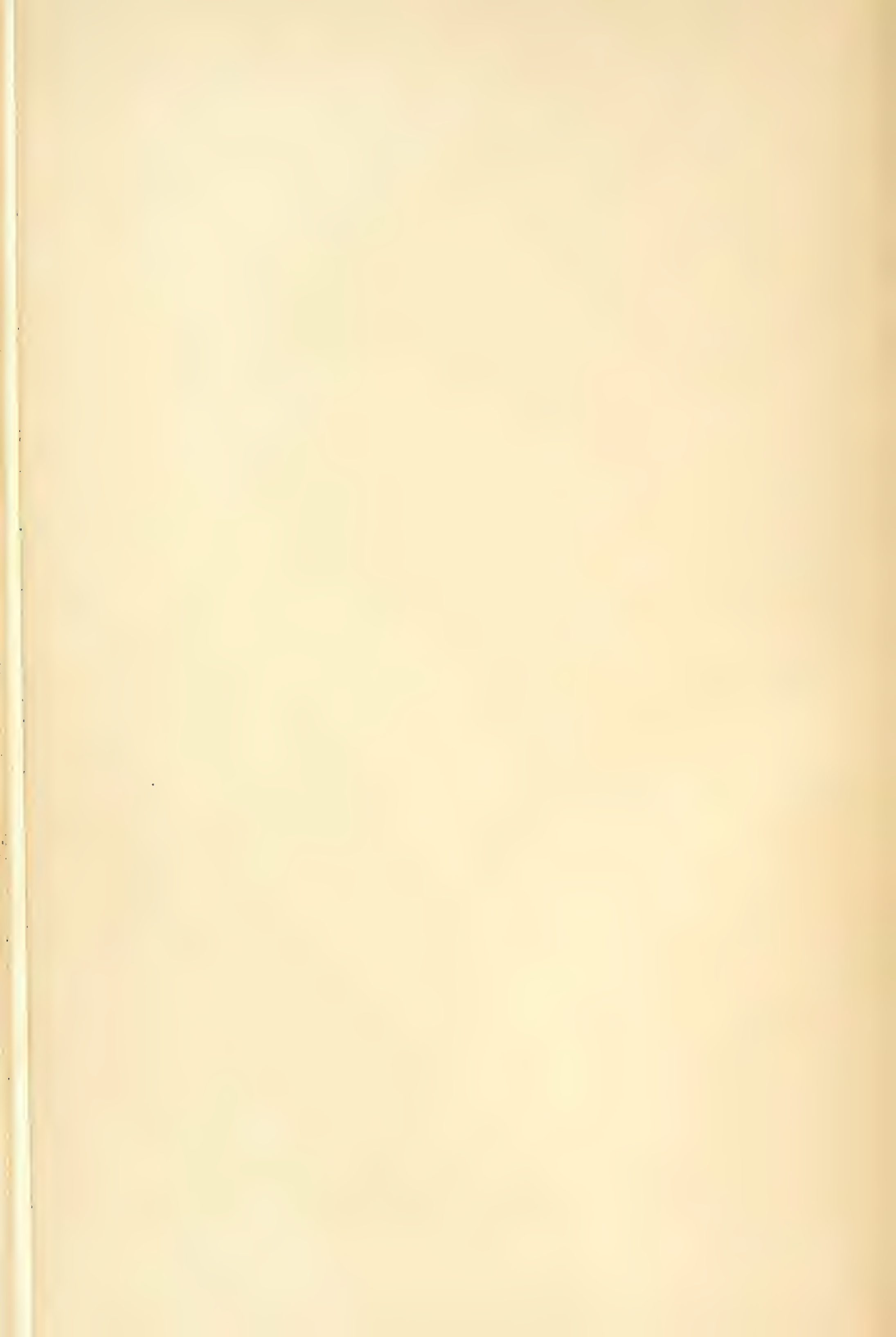
Wasmann mikrophotogr.

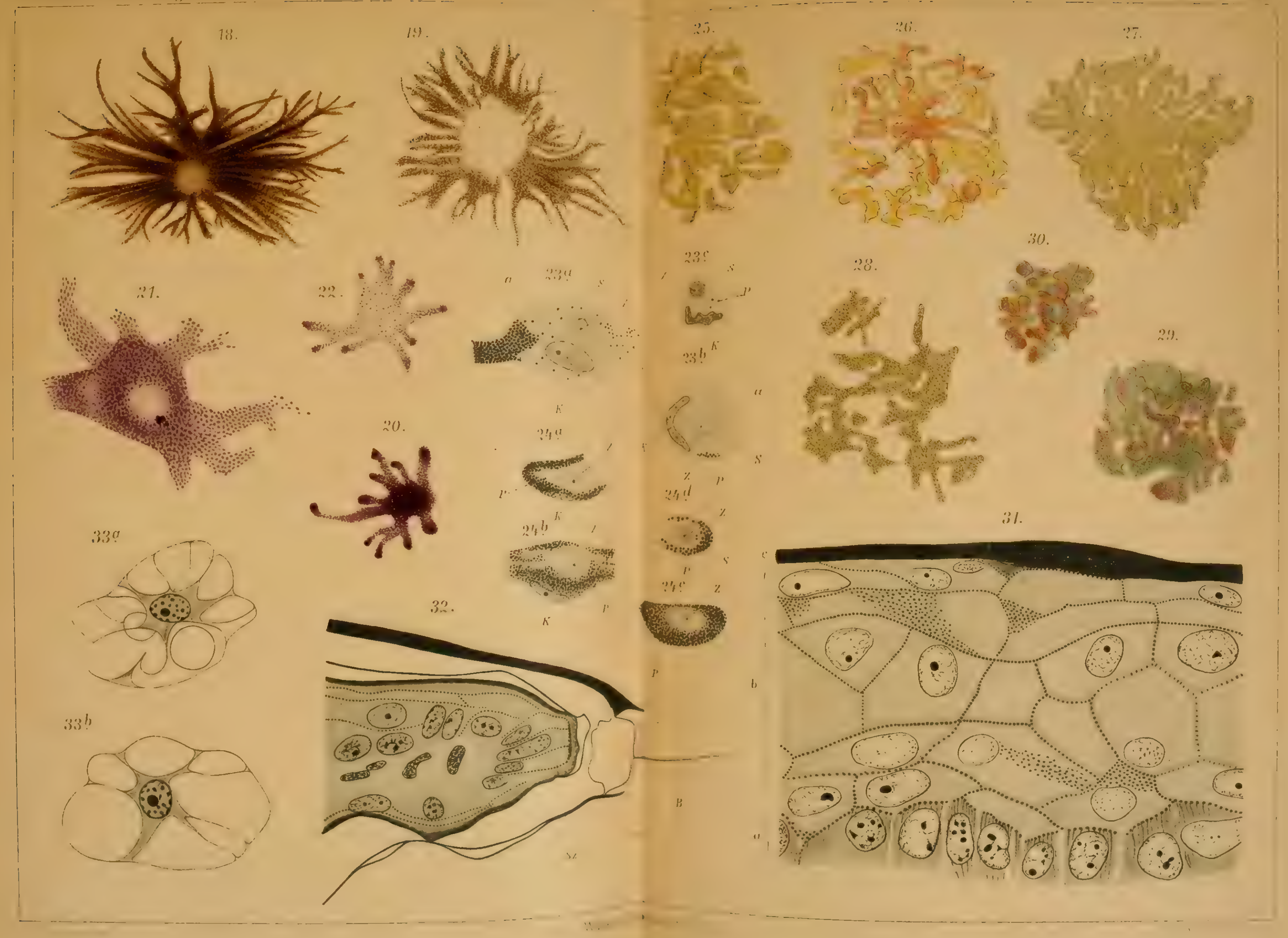
Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.



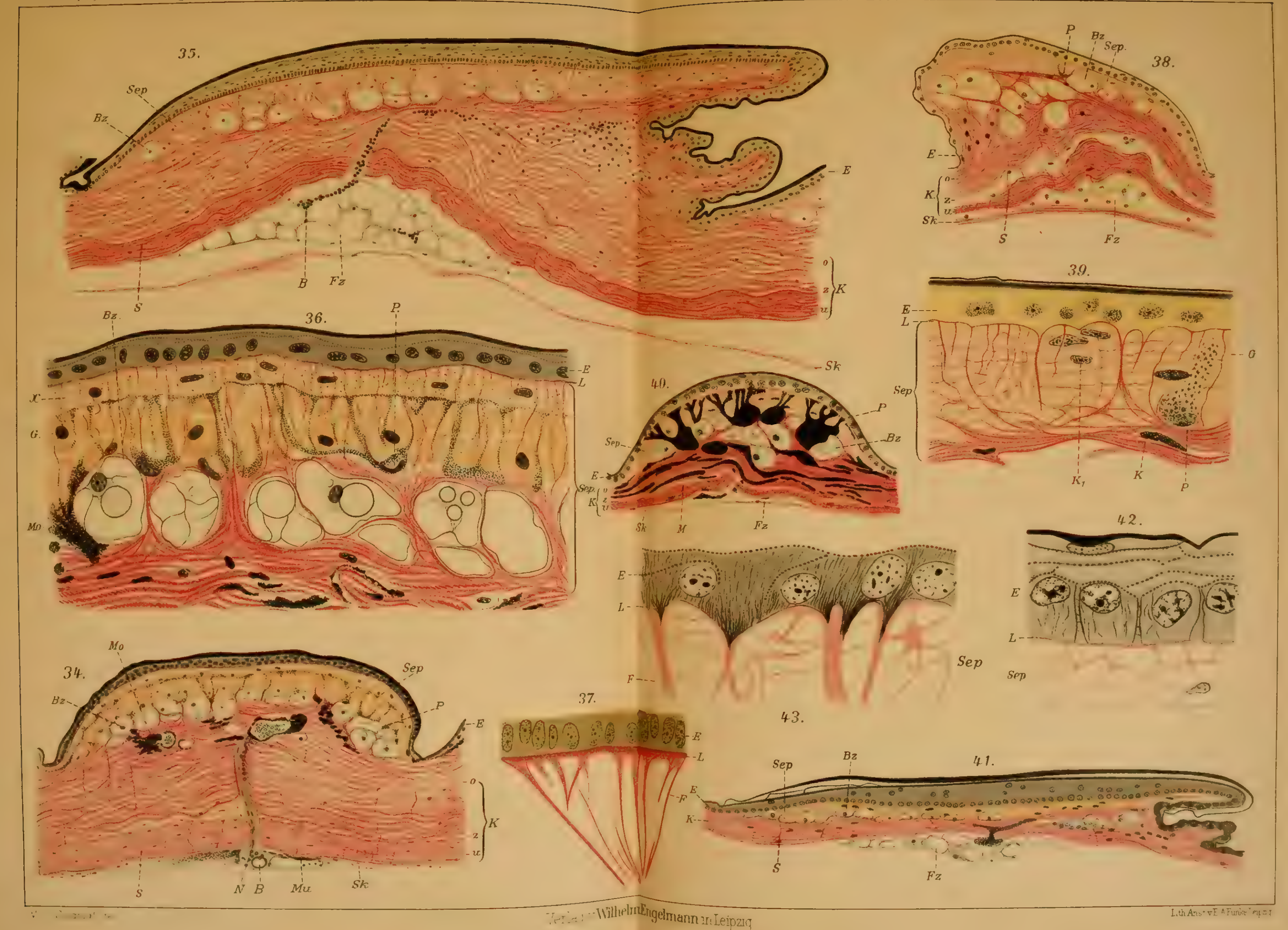


Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig
Lith. Anst. v. E. A. Funke Leipzig



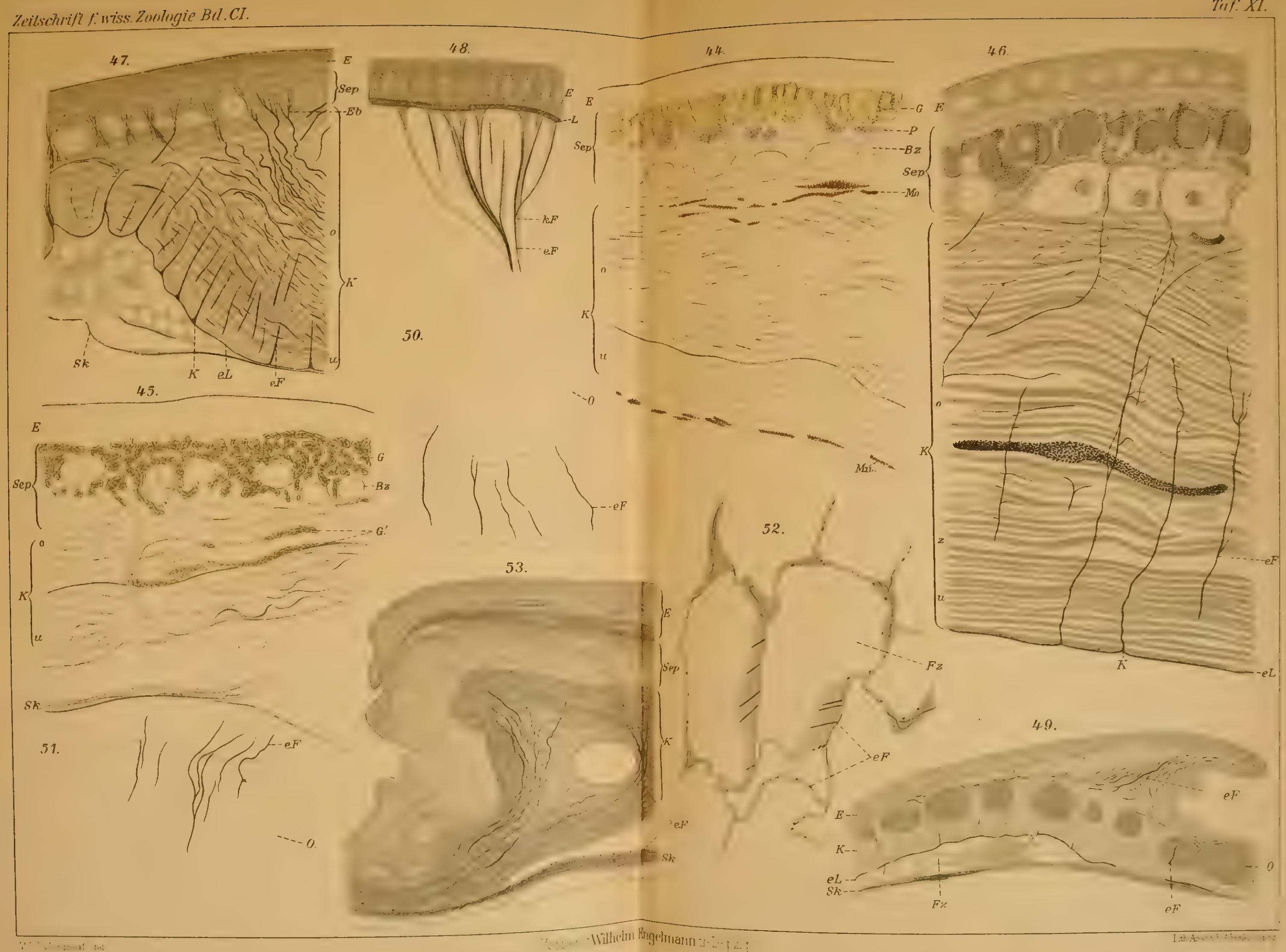

18.
19.
20.
21.
22.
25.
26.
27.
28.
29.
30.
31.
32.
33a
33b





Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig

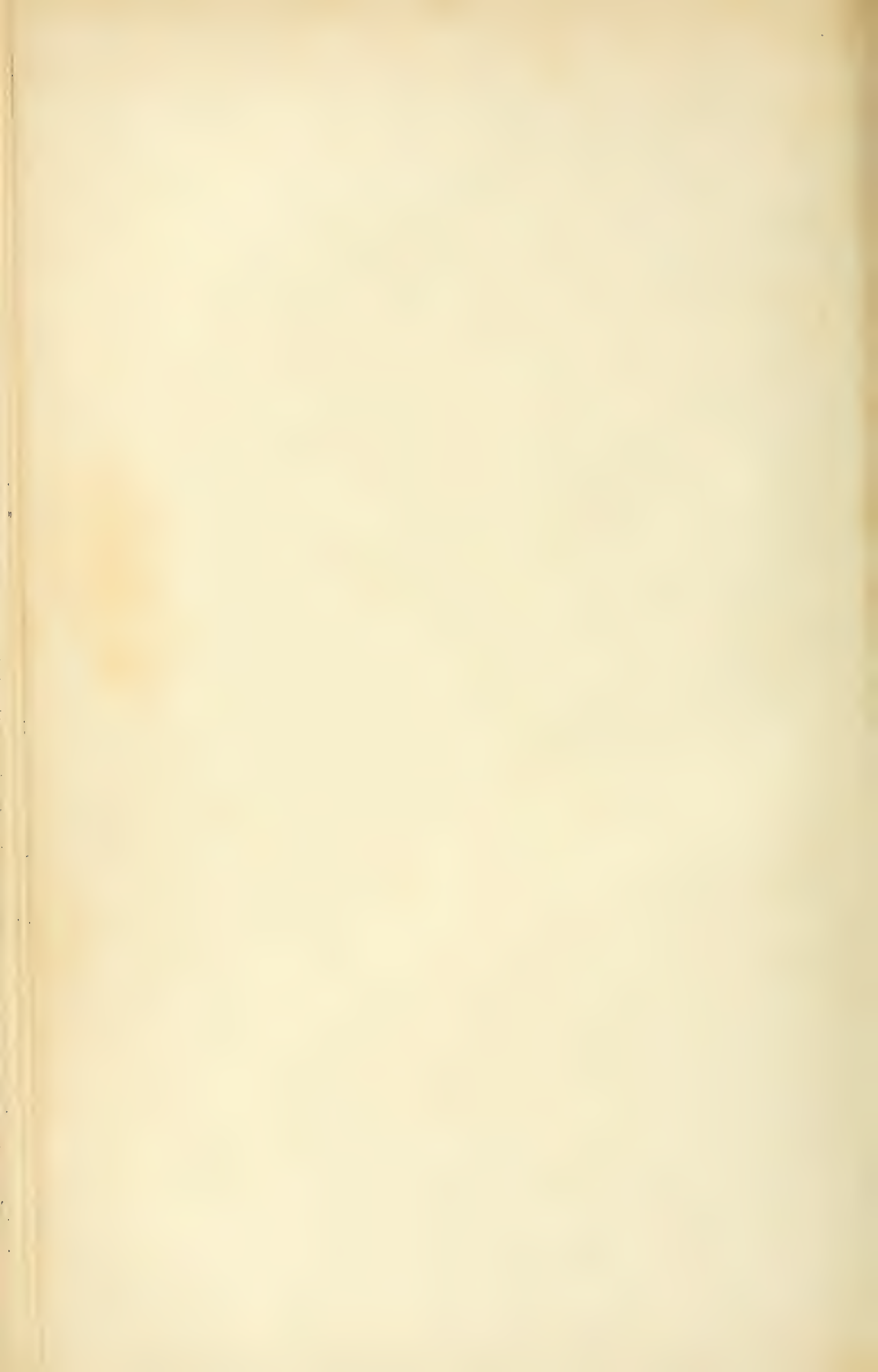



47.
48.
44.
46.
E
Sep
Eb
L
G
P
Bz
Mo
kF
eF
o
K
u
Sk
eL
45.
50.
0
Mu.
G'
52.
53.
Fz
51.
O.
49.





Wilhelm Engelmann in Leipzig

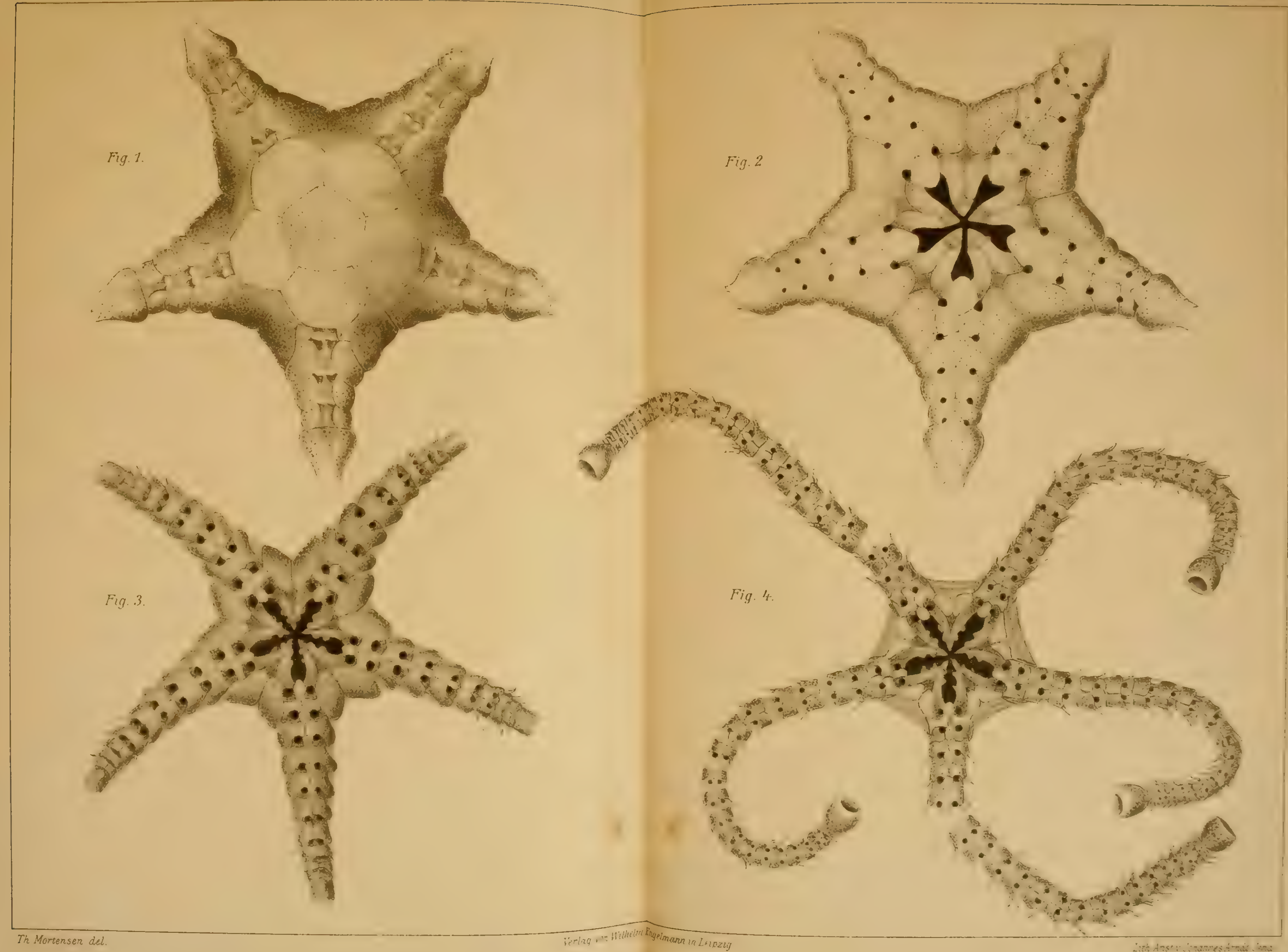




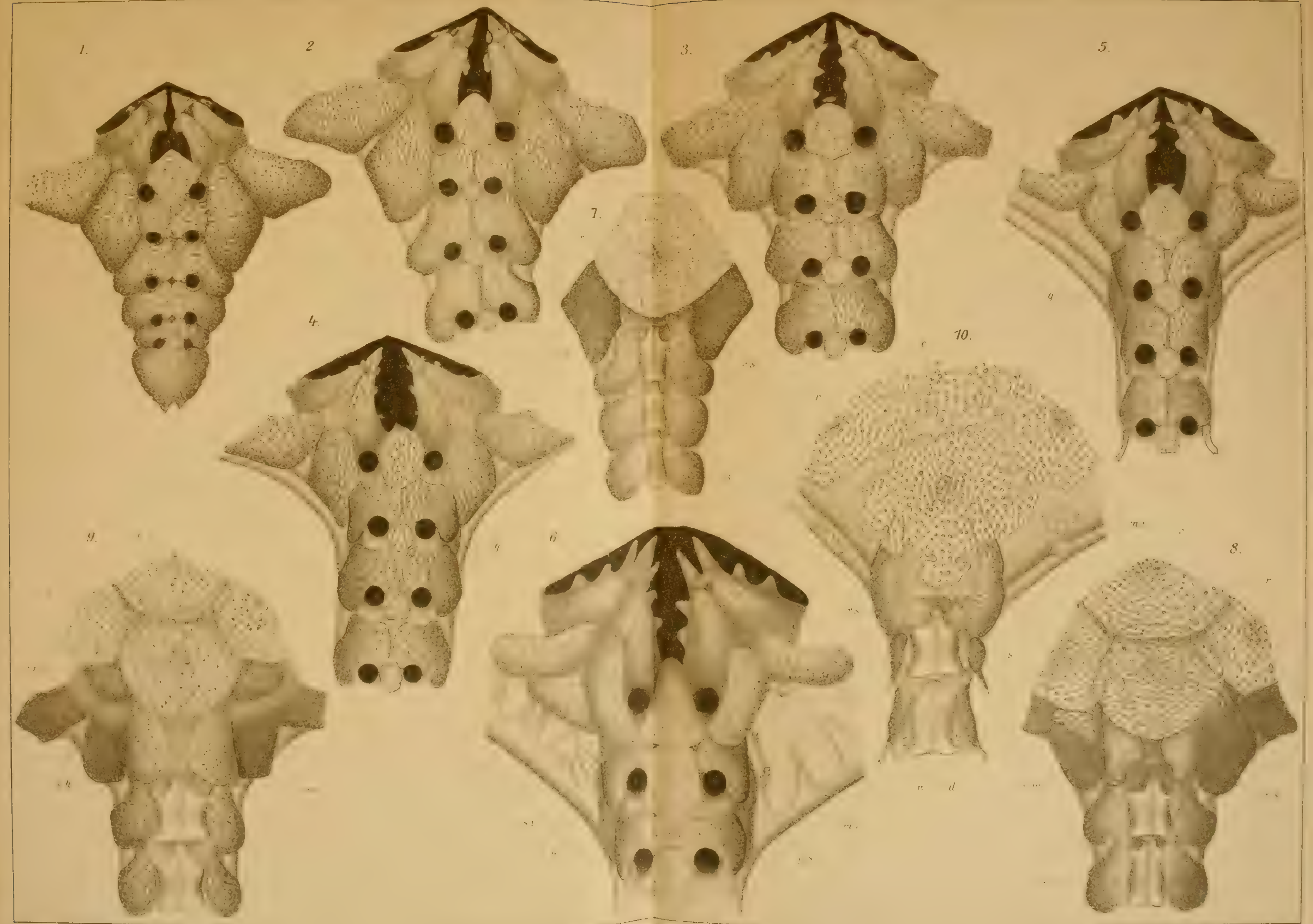
R. Koehler phot.

Ophioperla Ludwigi

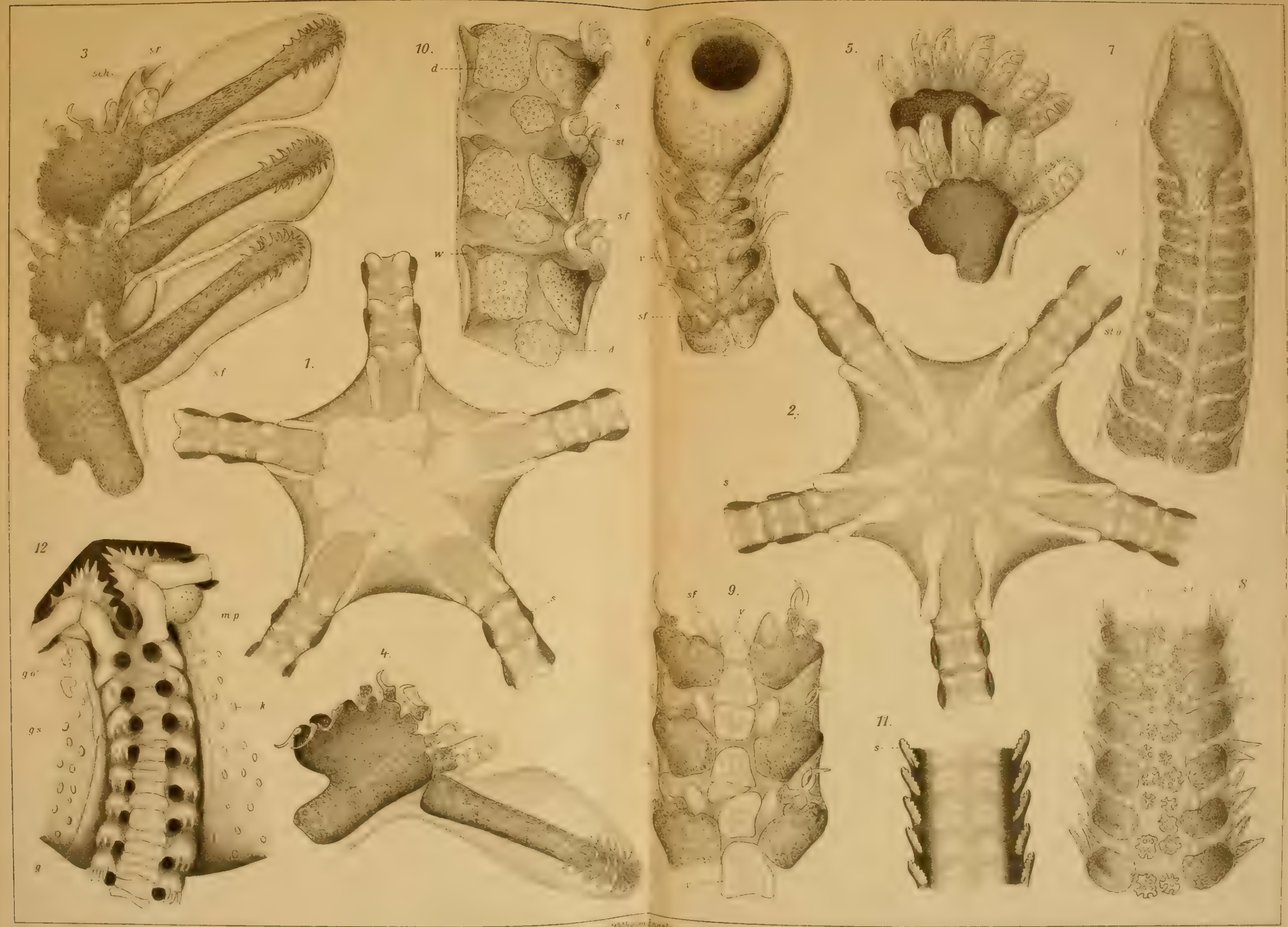



Fig. 1.
Fig. 2.
Fig. 3.
Fig. 4.



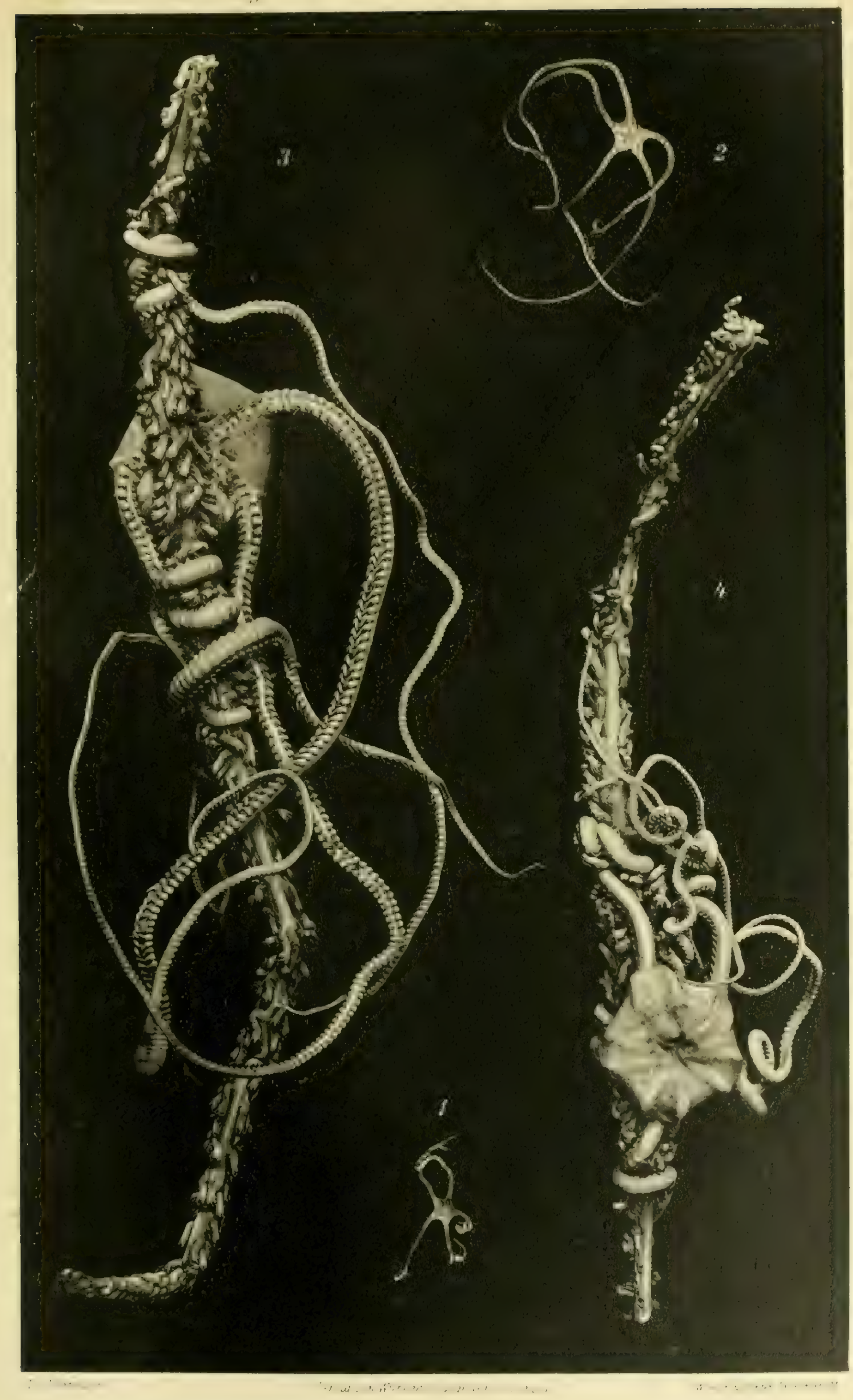

1.
2
3.
5.
7.
4.
10.
9.
6.
8.



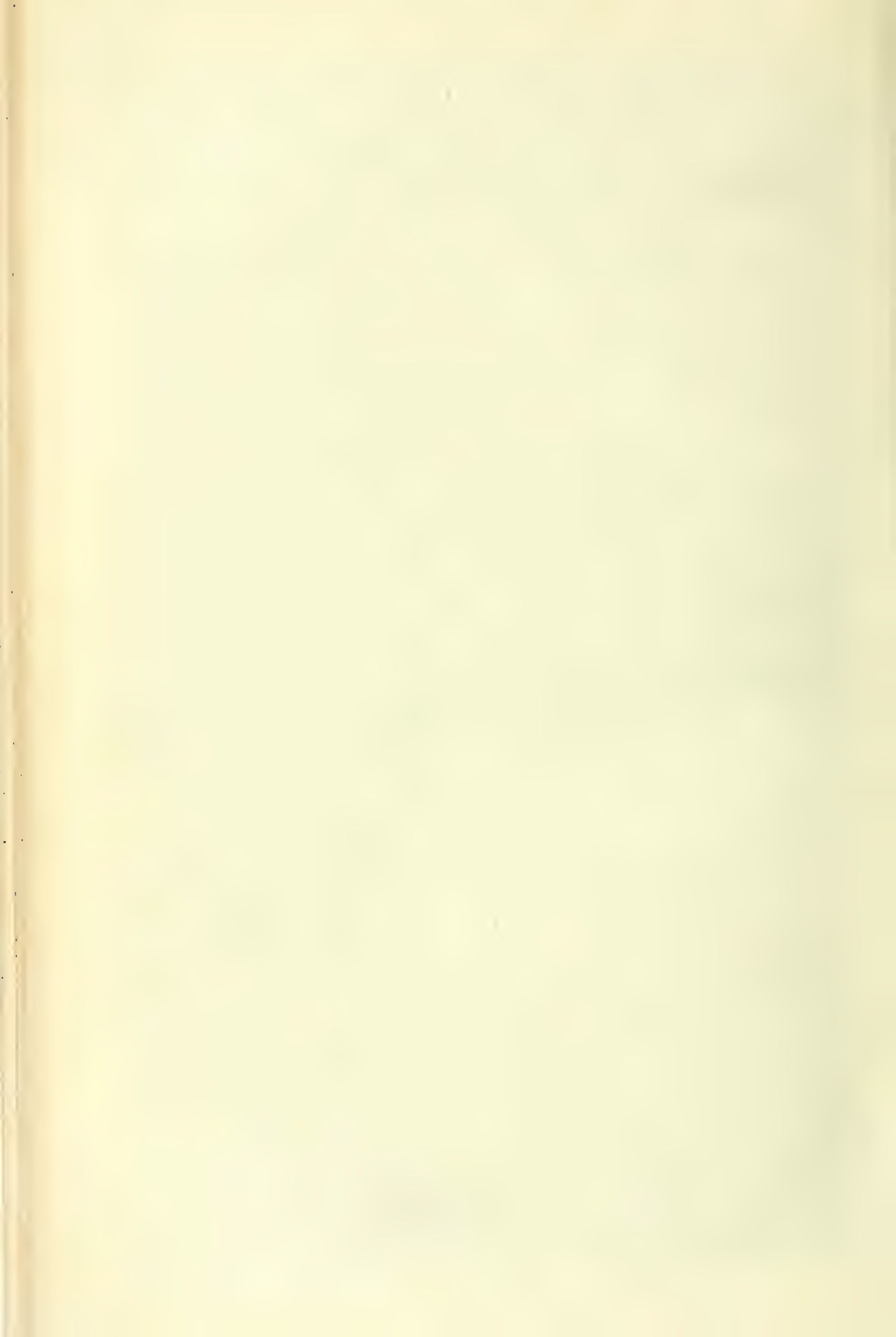


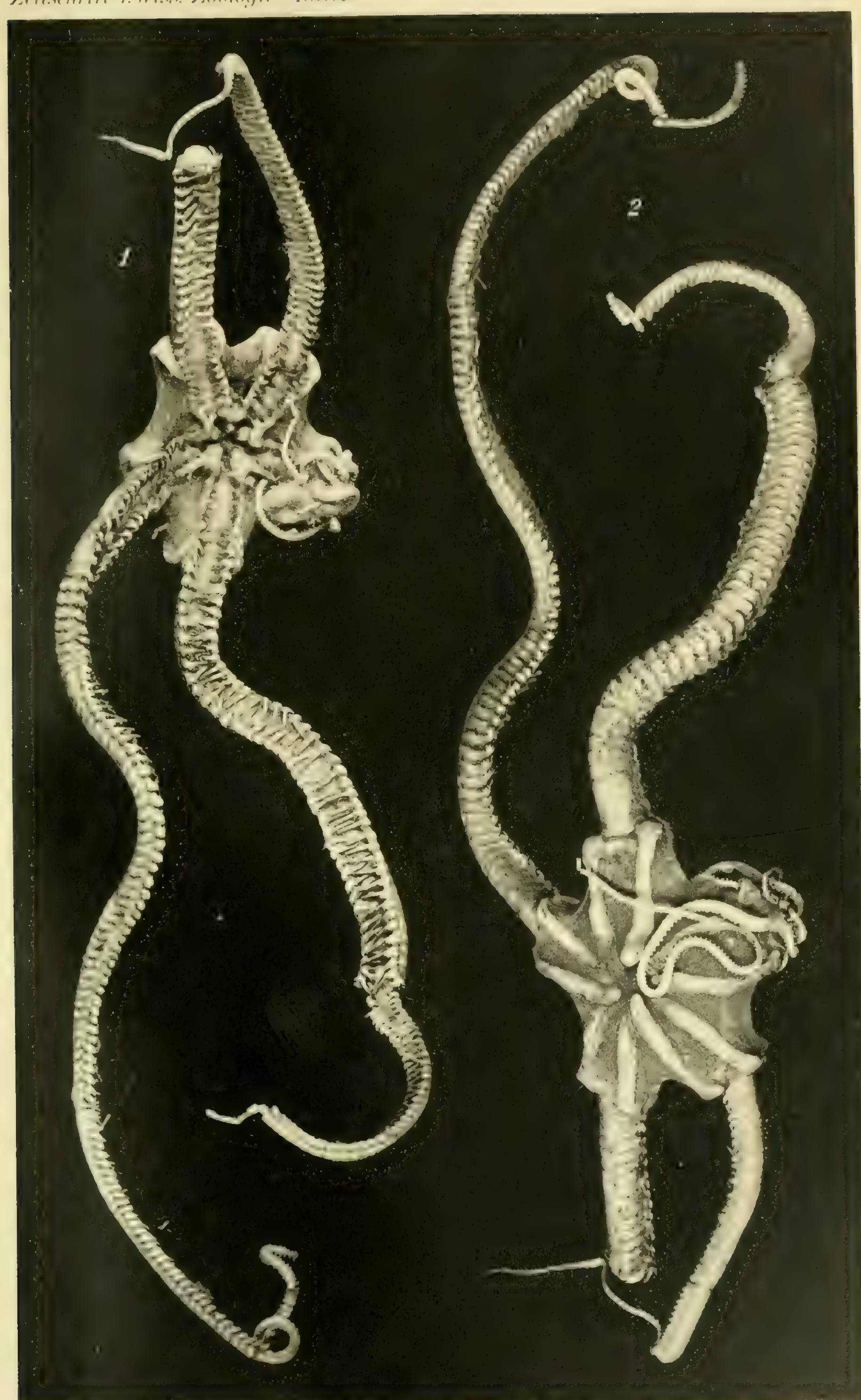
Th. Mortensen del. Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.





Asteronyx Loveni M. Tr.

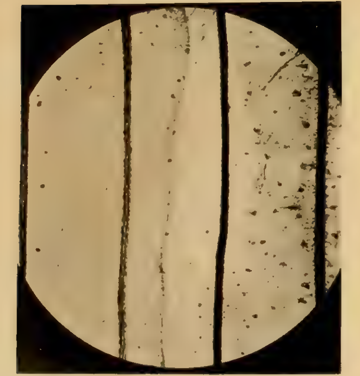


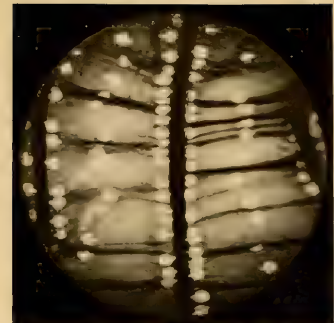


Asteronyx Loveni M.Tr.




Fig. 1


Fig. 2


Fig. 5

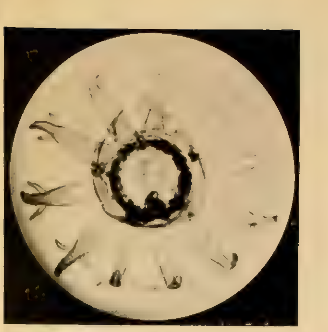

Fig. 6


Fig. 7


Fig. 11

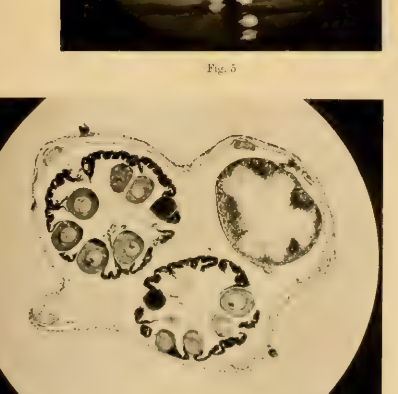

Fig.


Fig. 9


Fig. 10


Fig. 8

Fig. 4

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig





1



3



6



4



2



5

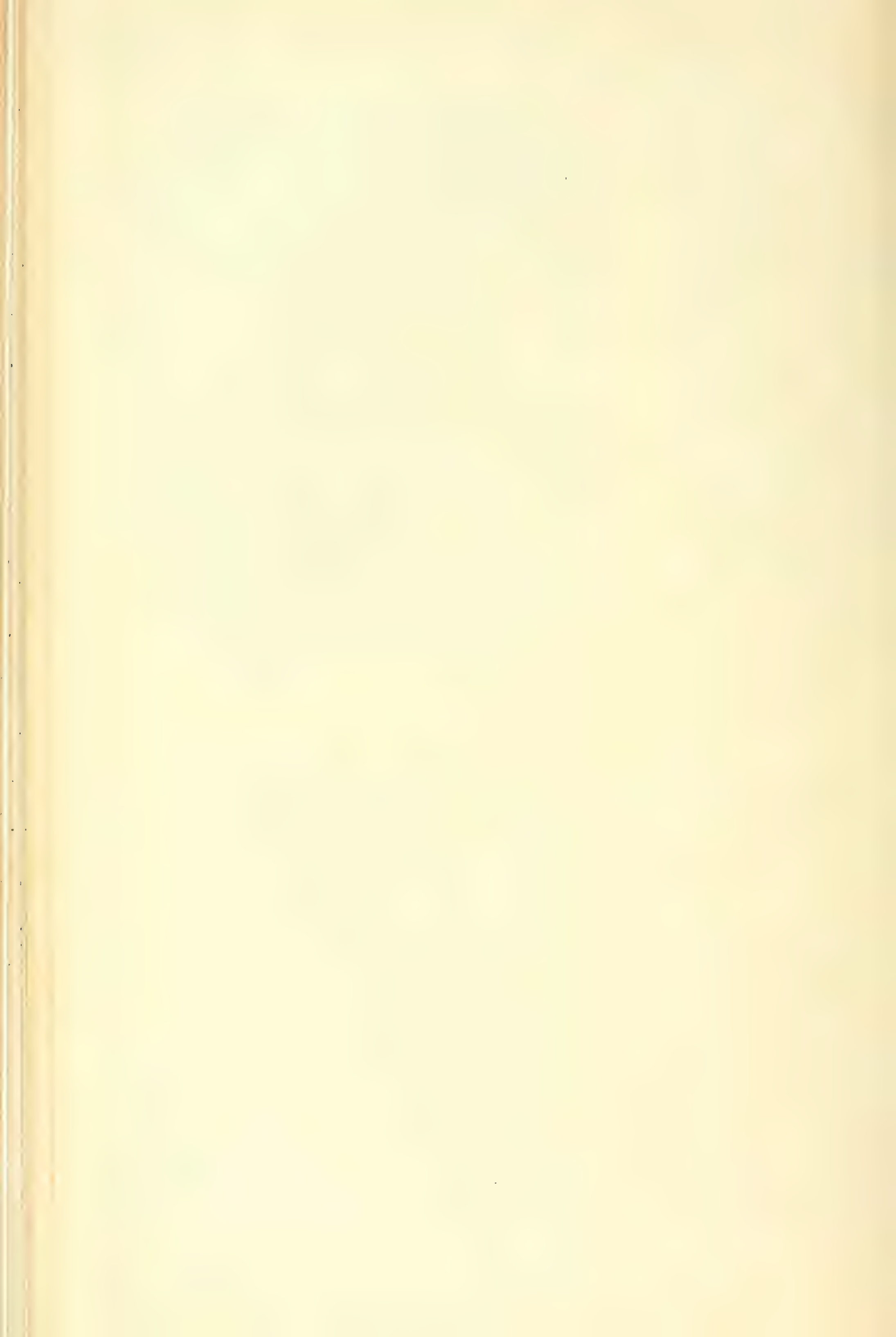


7

Wilhelm Engelmann



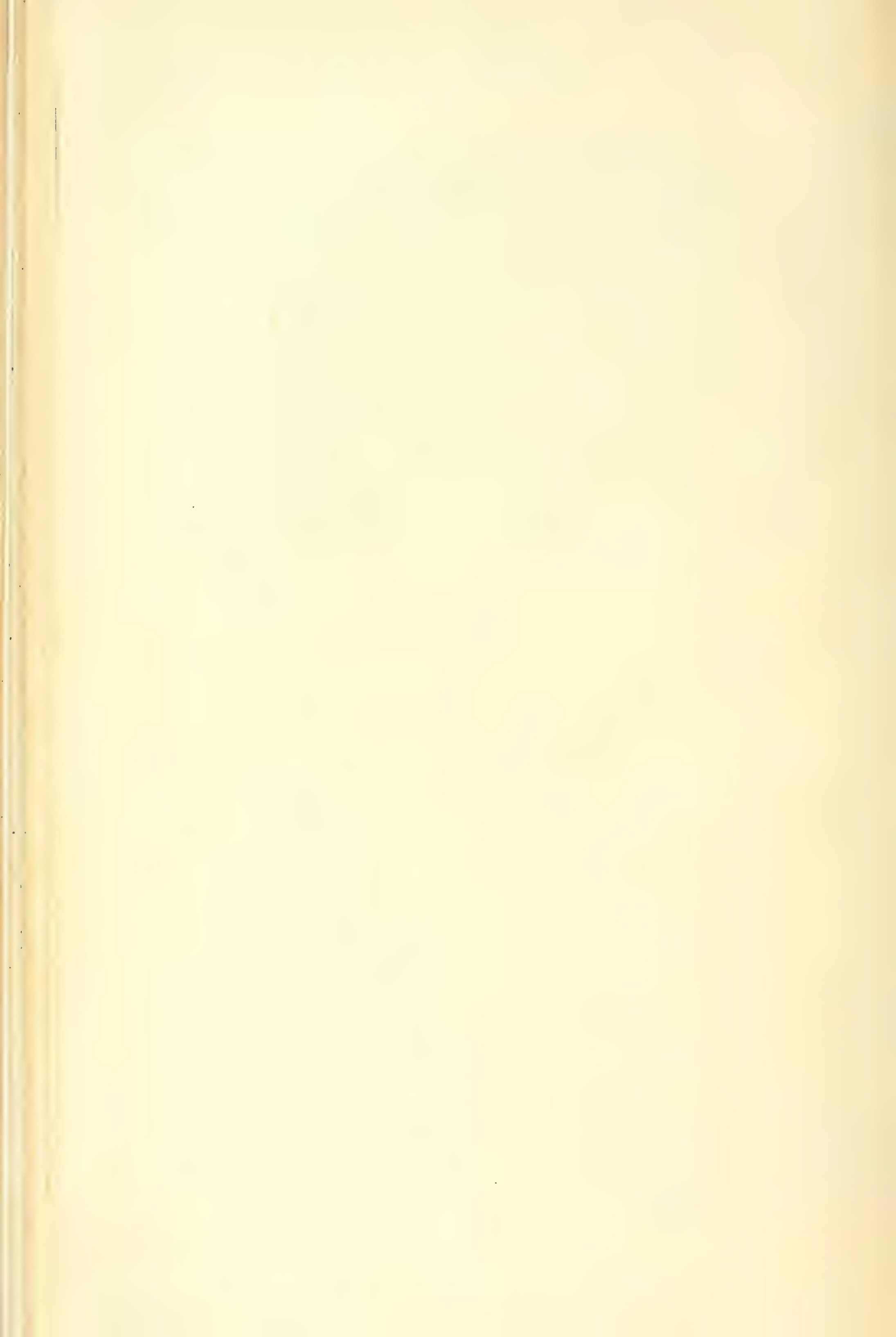

8
9
10
11
12
13





14 15 16 17 18 19 20 21

Wilhelm Engelmann





Wilhelm Engelmann

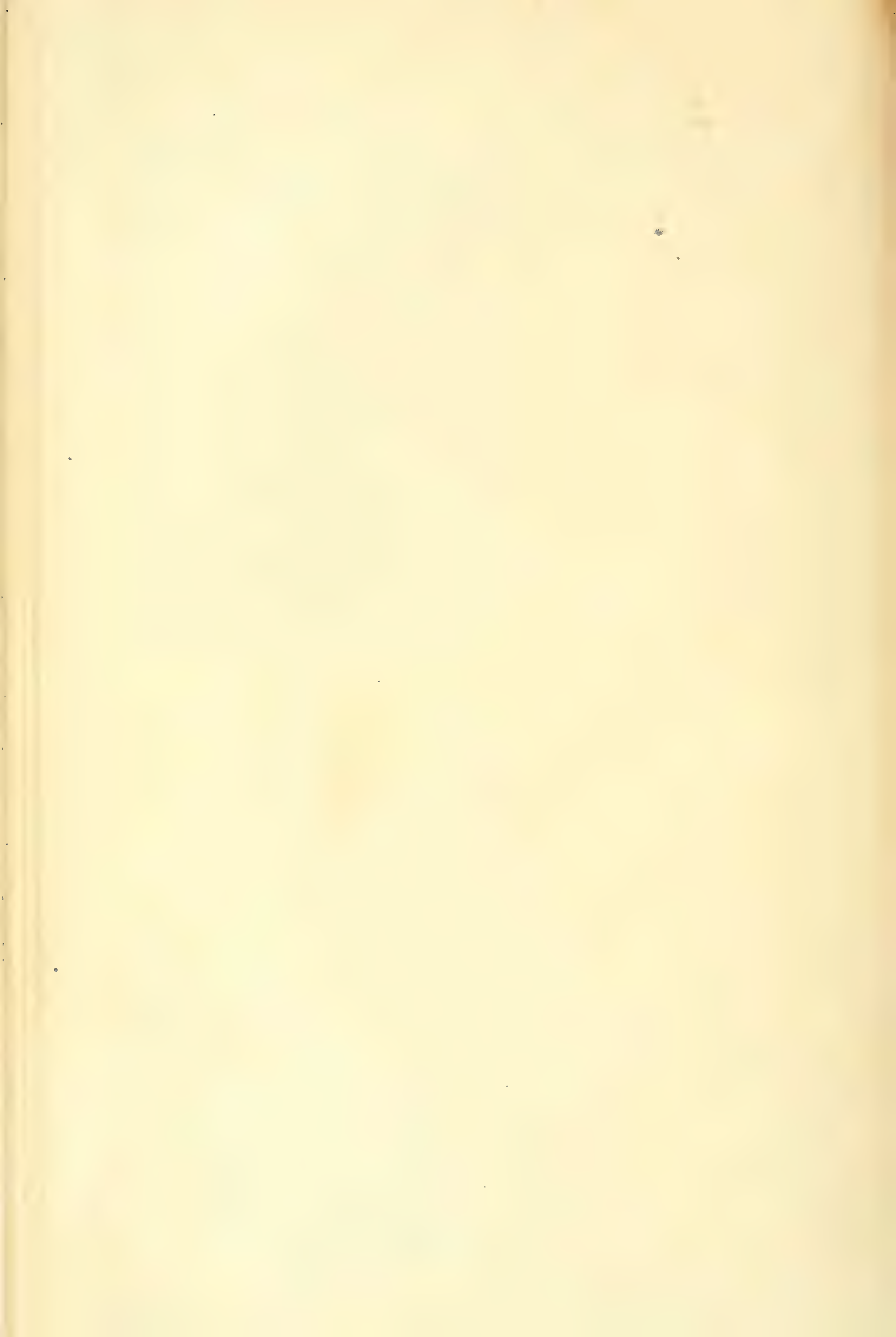
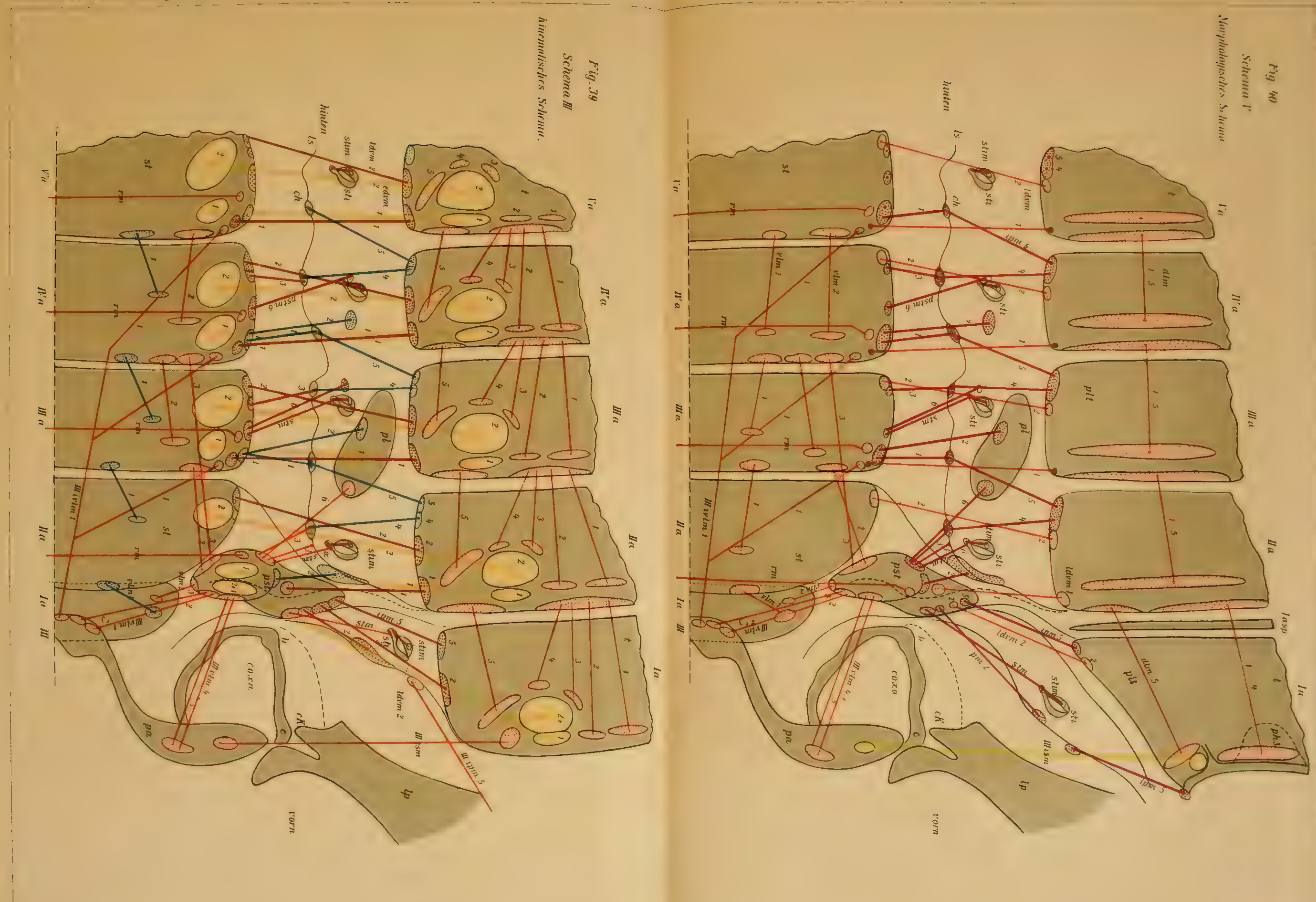


Fig.1.

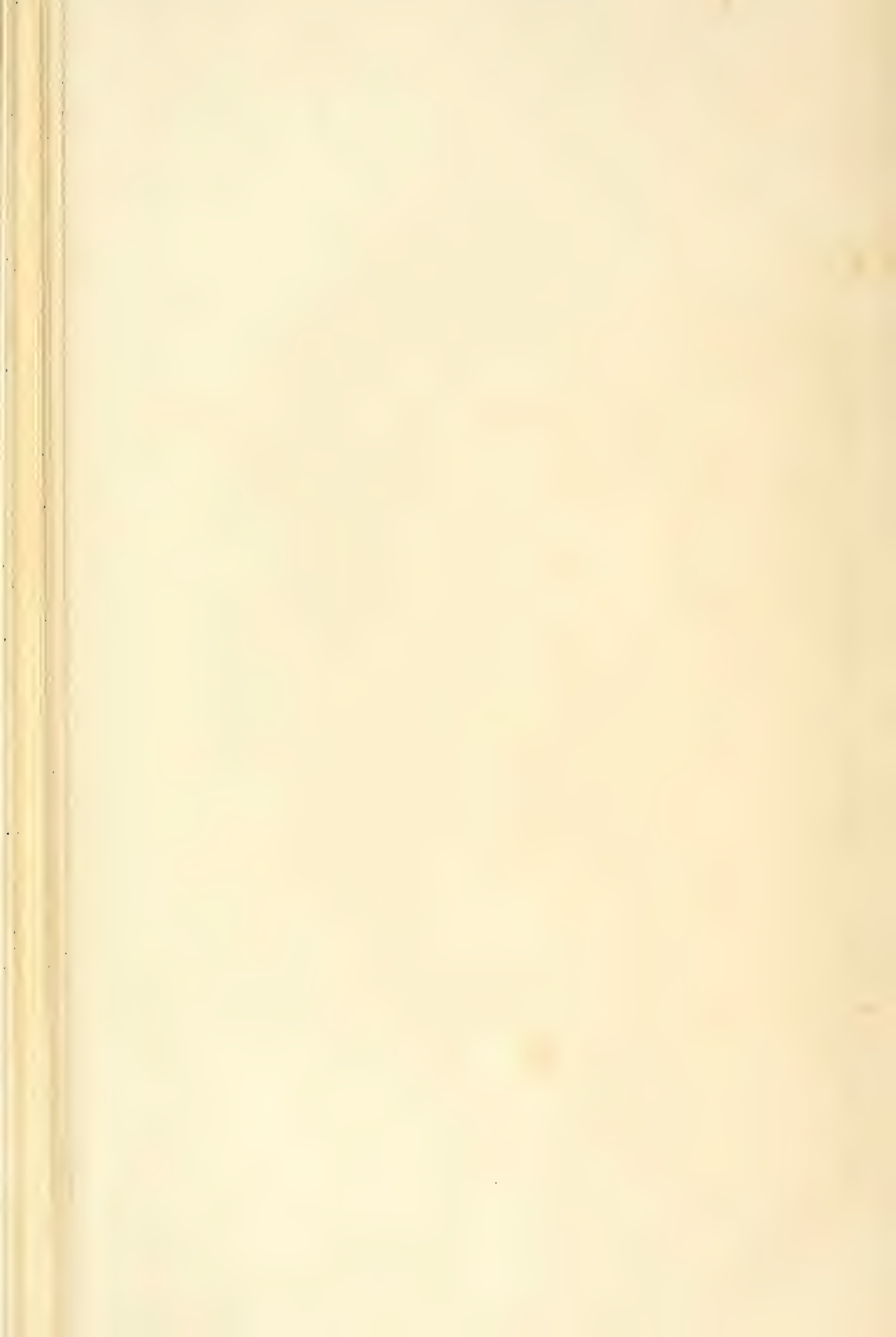
B
Fl
R
Z
Au
K
2
3
4
5
6

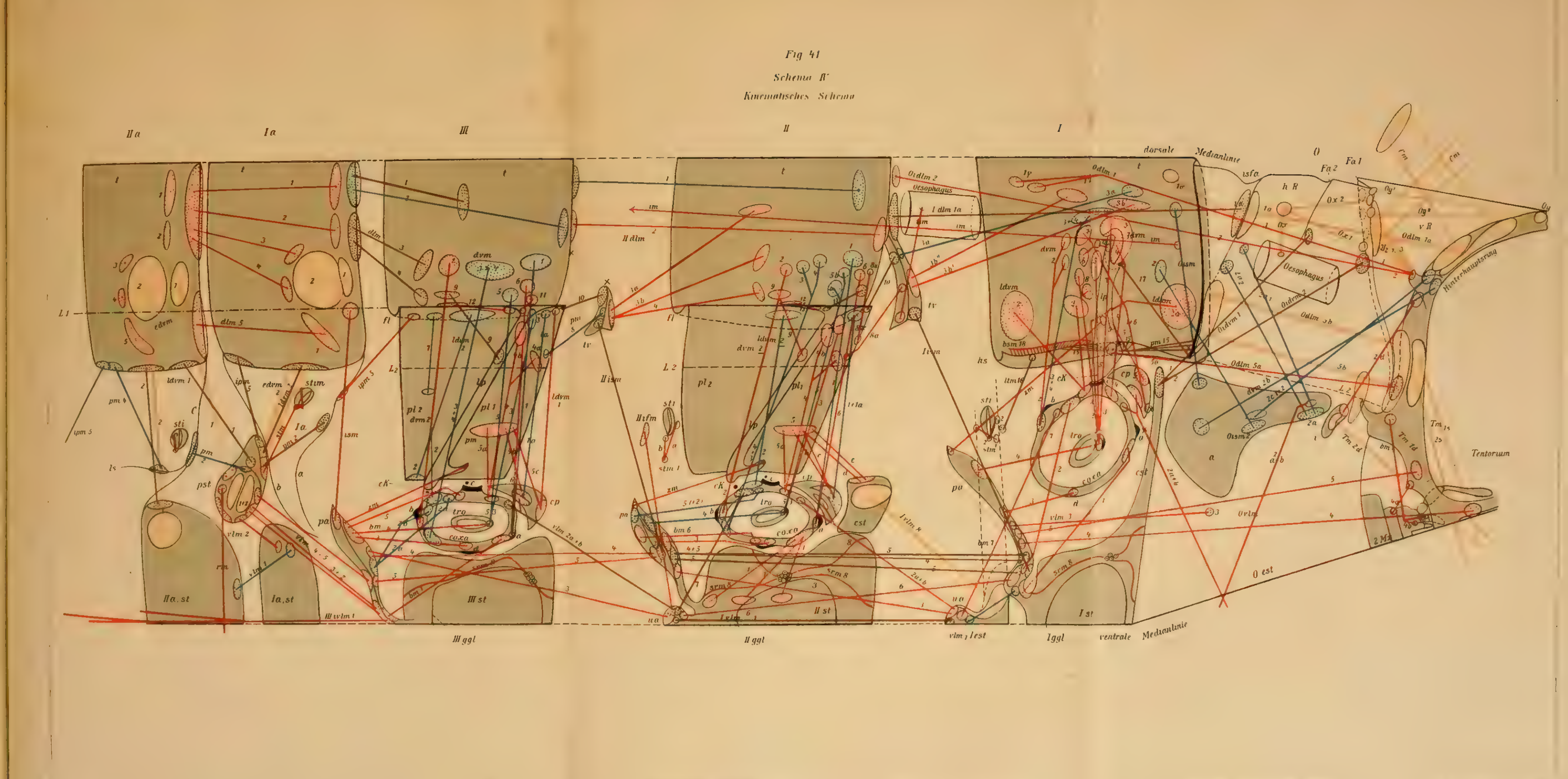
Fig.2.





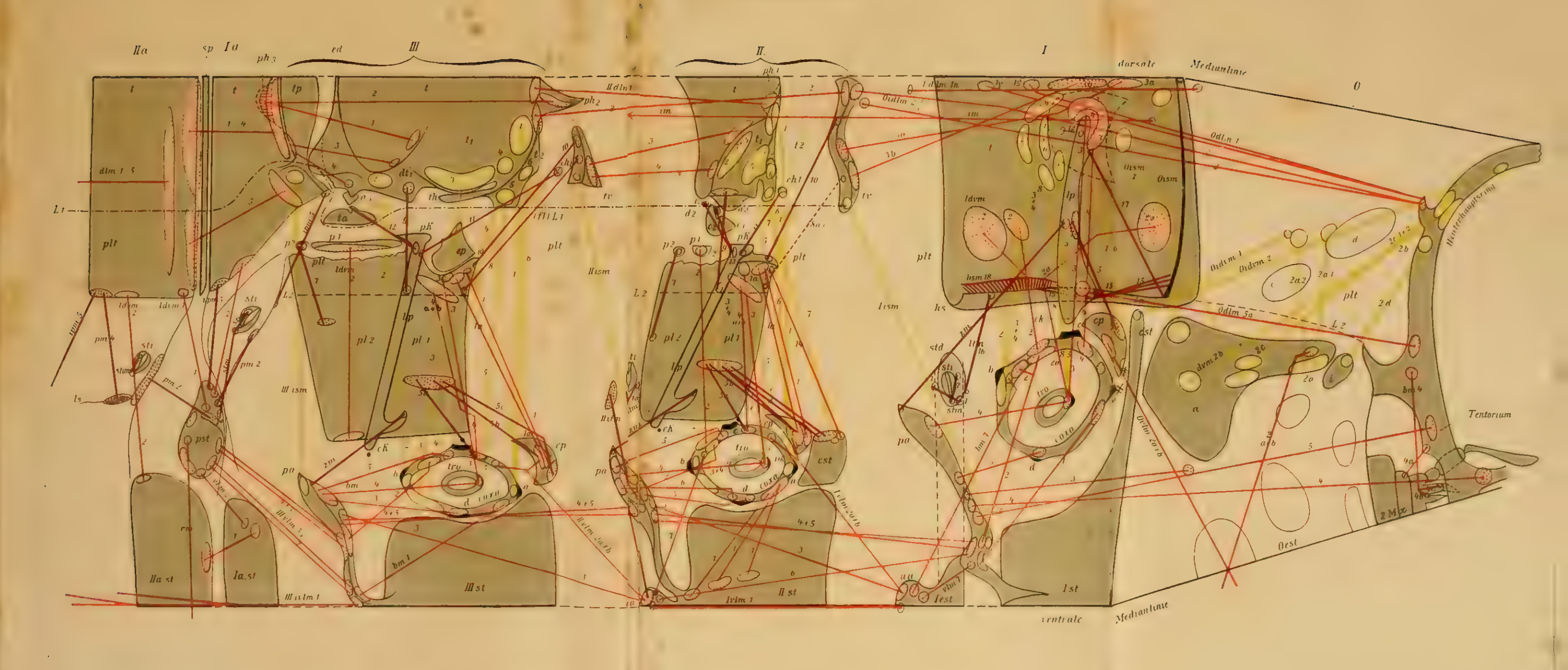
Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig





Wilhelm Engelmann





Verlag v. Wilhelm Engelmann Leipzig



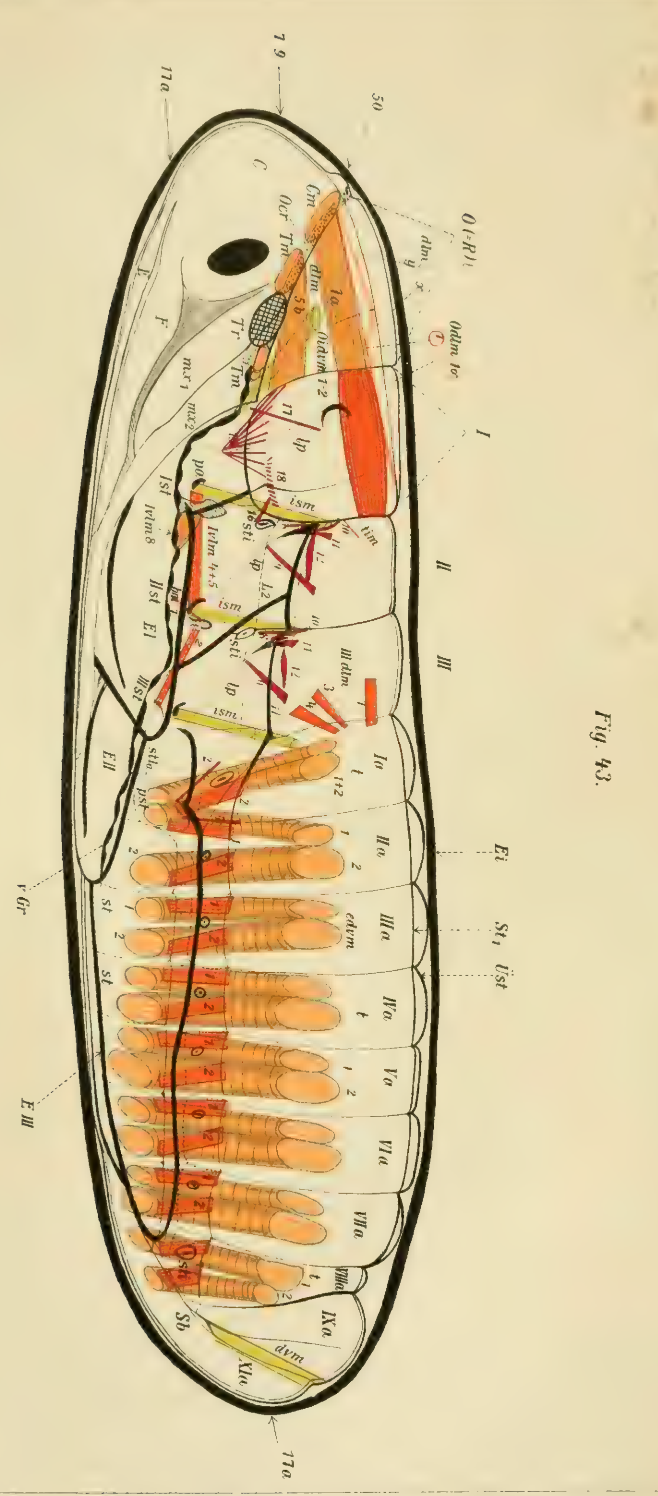
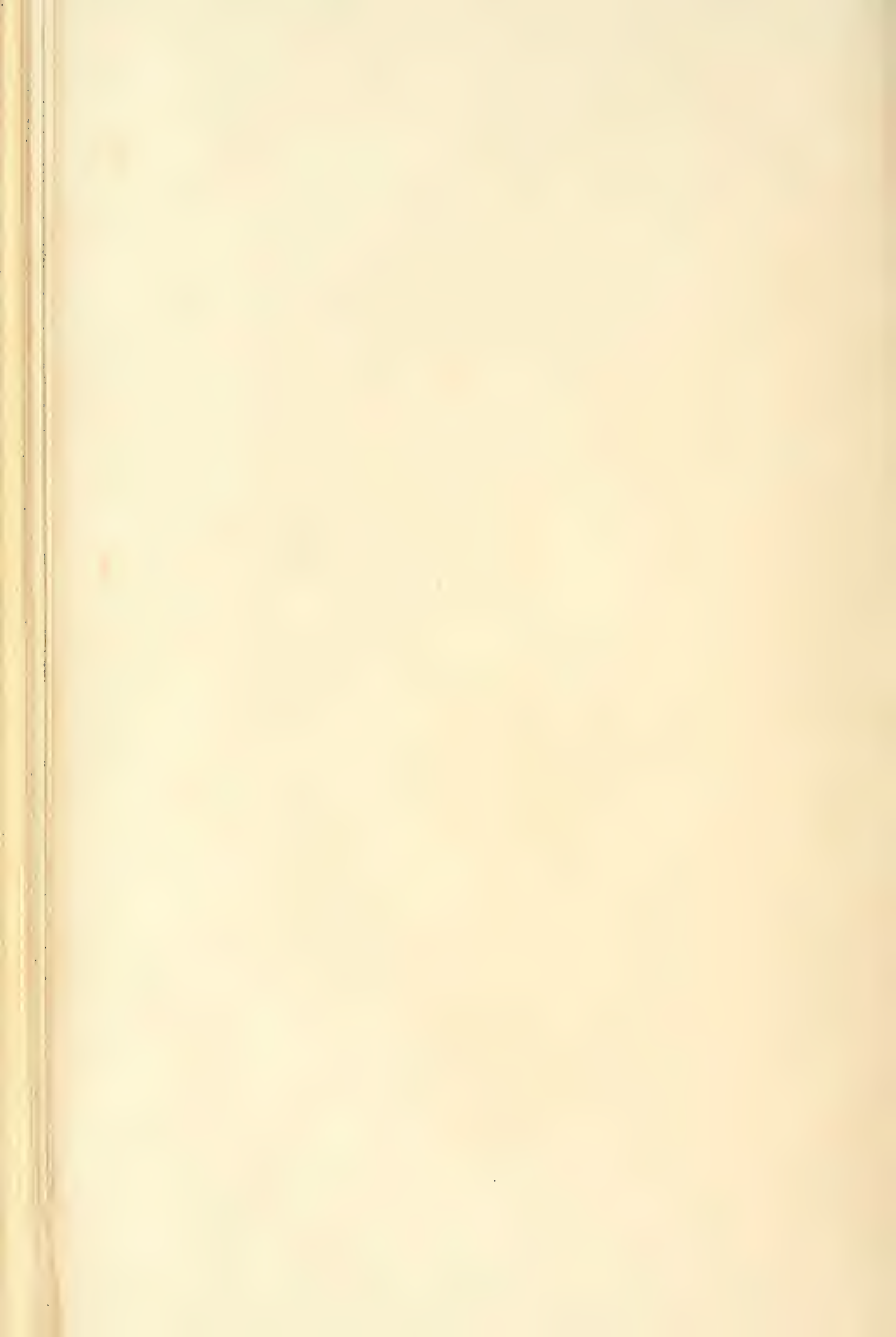
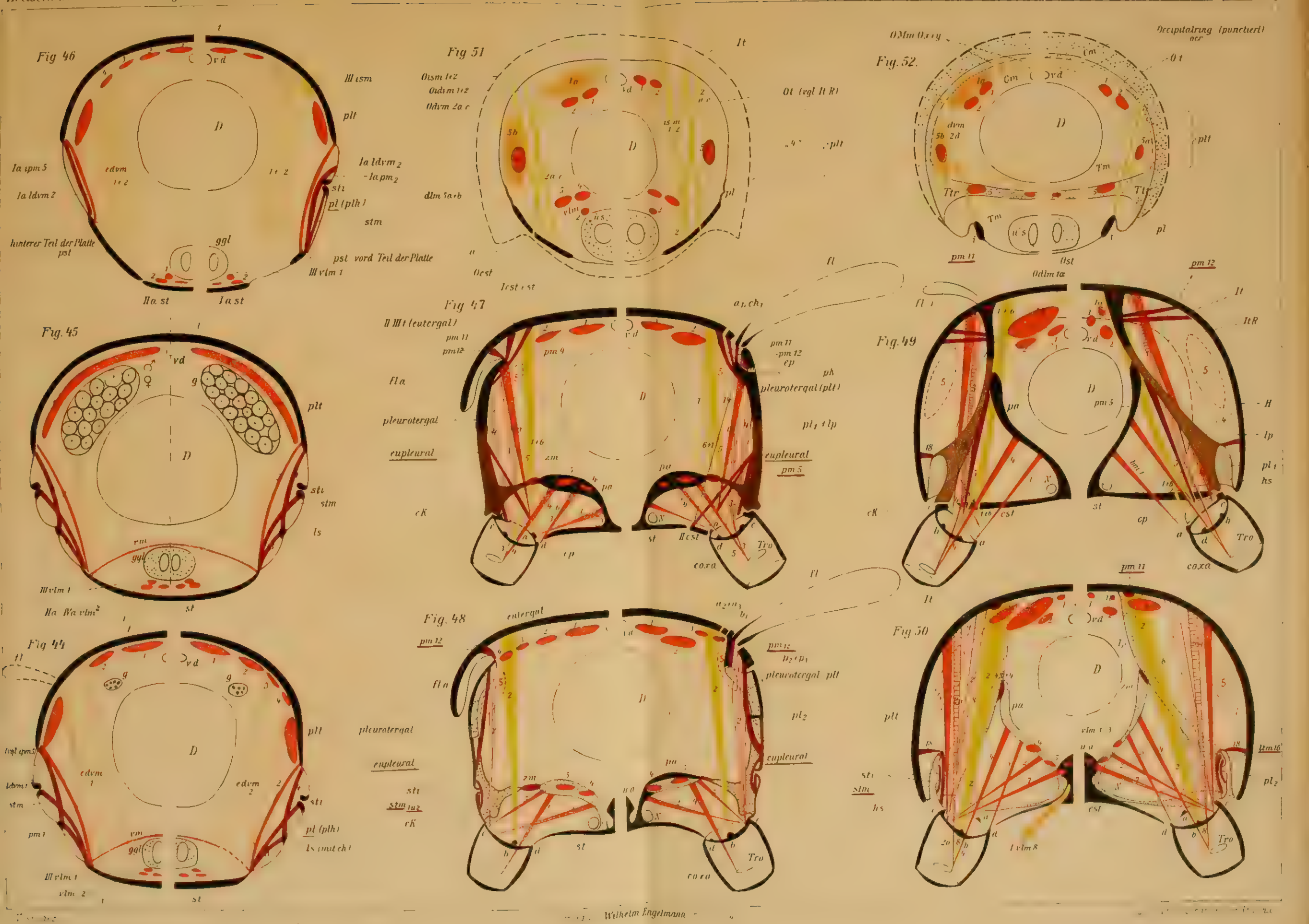


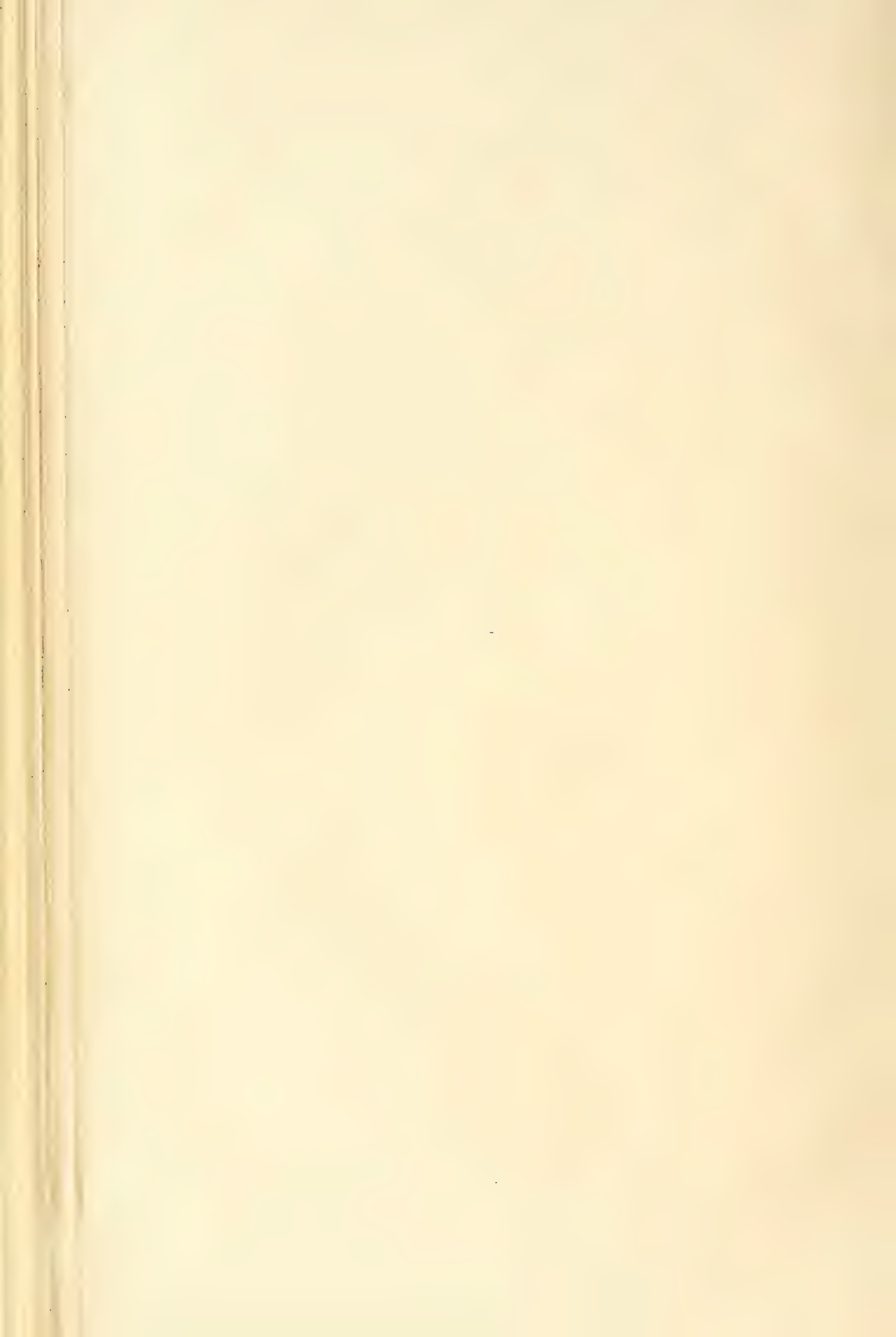
Fig. 43.

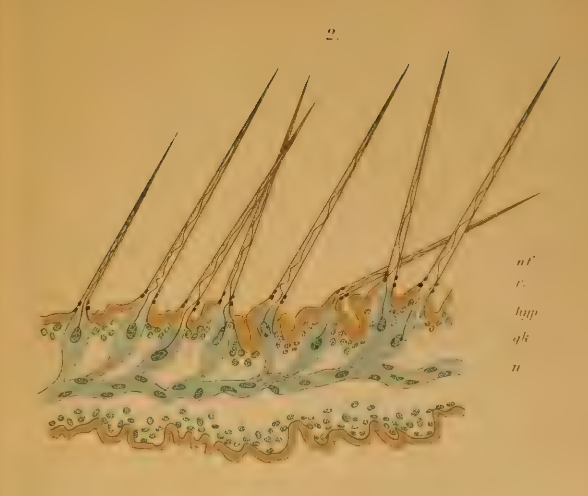
Verlag von **Wilhelm Engelmann** in Leipzig Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena





Wilhelm Engelmann







Wilhelm Engelmann

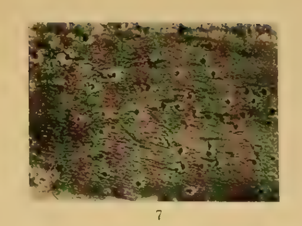





6a



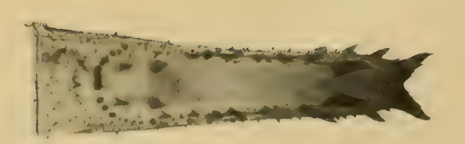
6b



7



8



9

Germer

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.



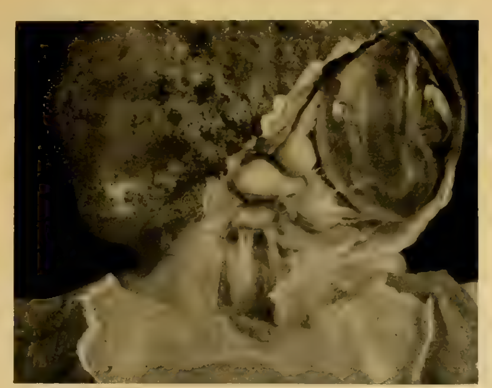


Fig. 1

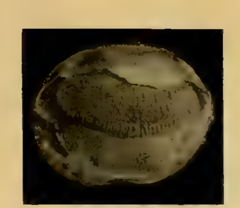


Fig. 4

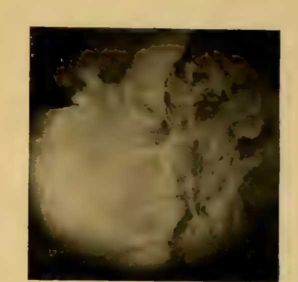


Fig. 5



Fig. 2



Fig. 3

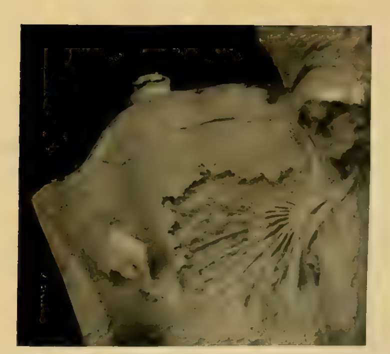
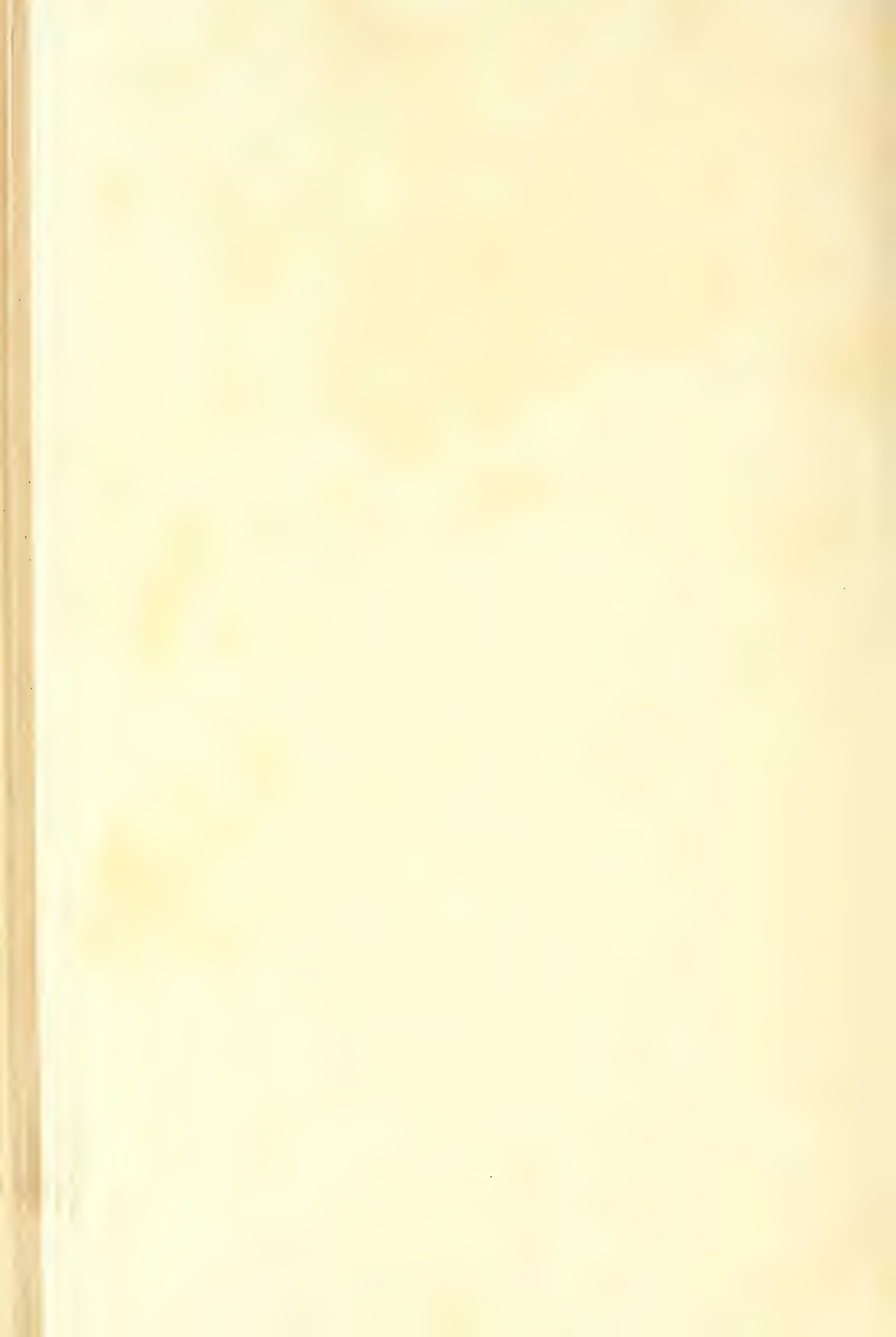
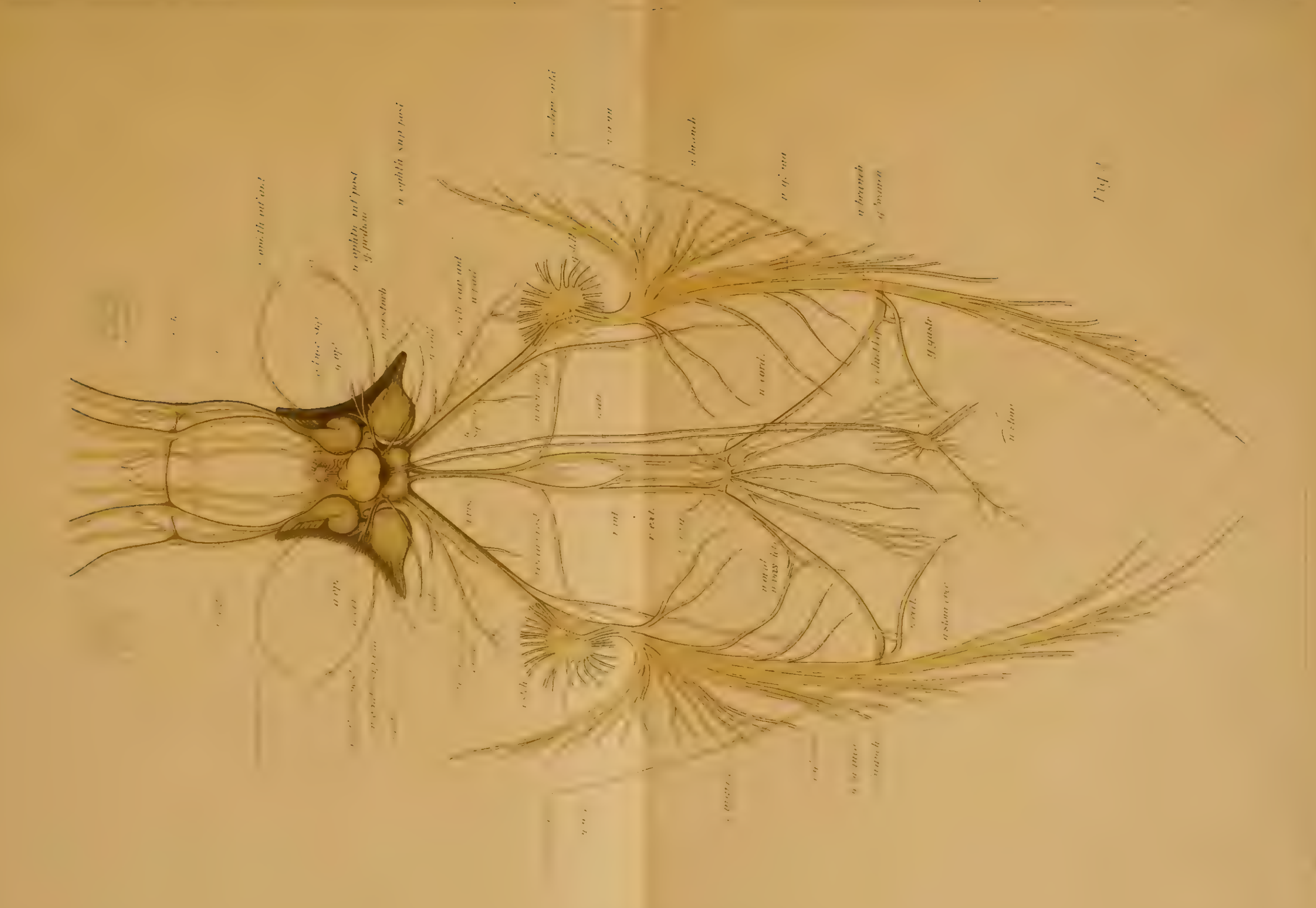


Fig. 6



Verl. v. W. Engelmann

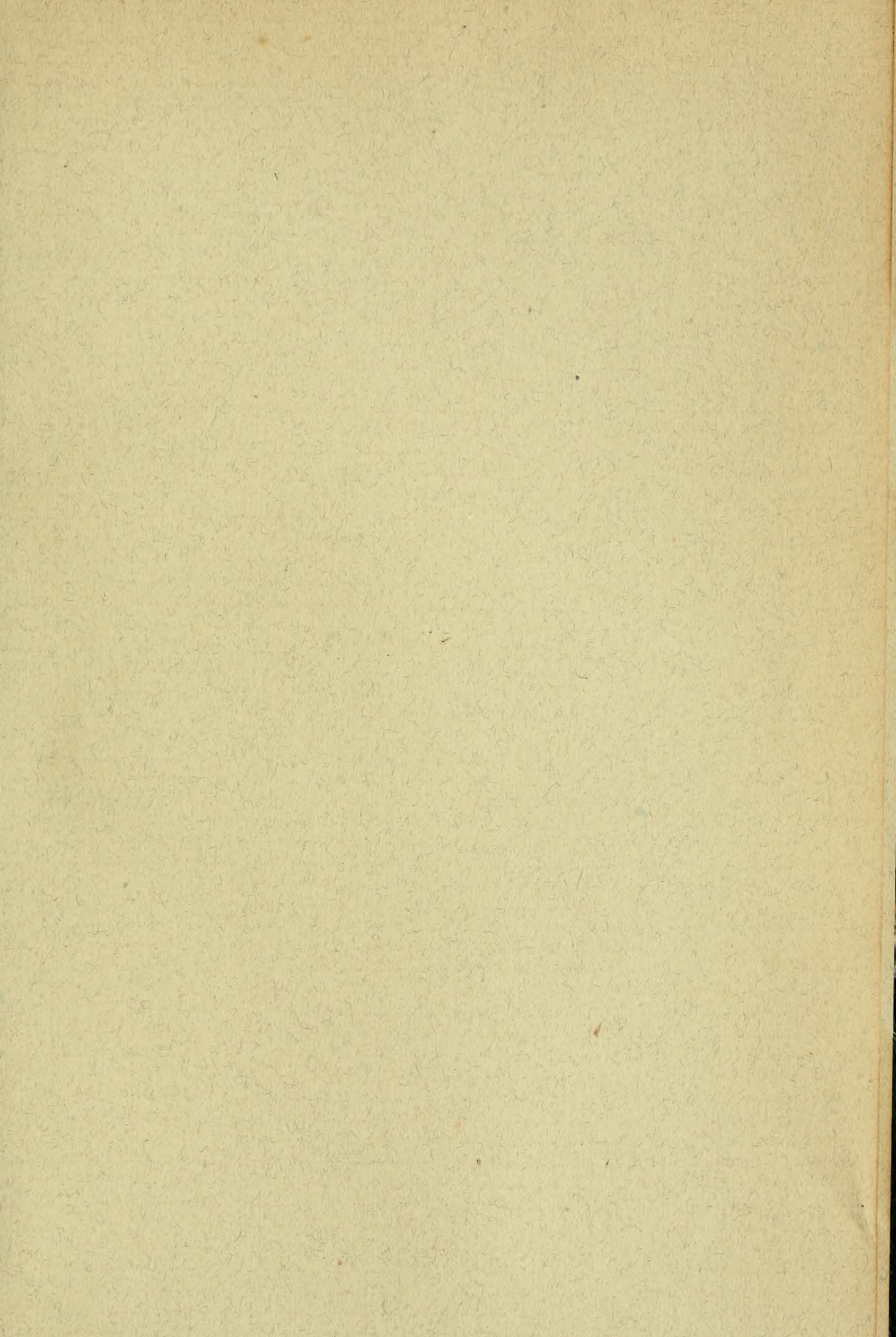


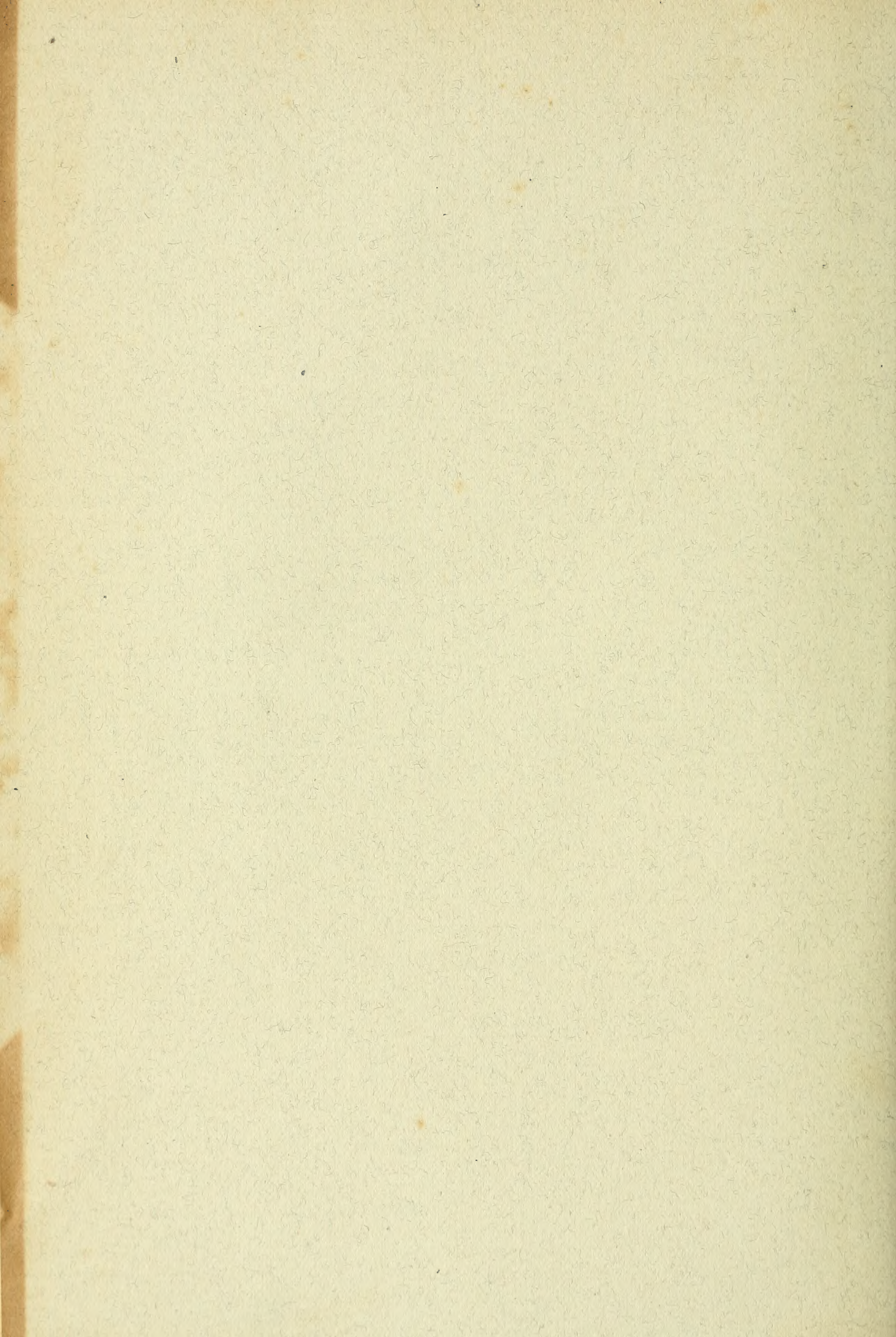


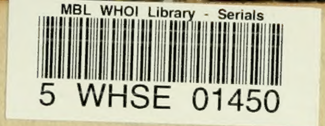












1806

